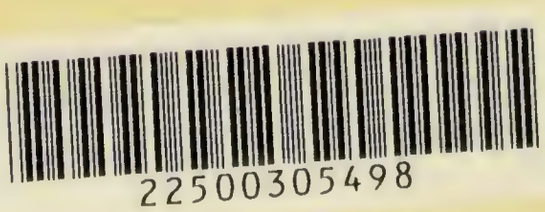

22500305498

Med
K1792

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28128874

„Труды Бюро по прикладной ботаникѣ“ Ученаго Комитета Главнаго Управленія Землеустройства и Земледѣлія, издаваемые подъ редакціей Завѣд. Бюро Роб. Эд. Регеля.
Годъ 6-й — 1913.

Приложеніе 8-е.

Проф., д-ръ Э. Баурь.

Введеніе въ экспериментальное изученіе наслѣдственности.

Съ 80 рис. въ текстѣ и 9-ю таблицами въ краскахъ.

Переводъ съ нѣмецкаго подъ редакціей П. И. Мищенко.

Съ предисловіемъ къ русскому изданію Р. Э. Регеля.

Съ дополненіями и исправленіями, сдѣланными авторомъ для предстоящаго 2-го нѣмецкаго изданія.

1913.

WELLCOME
LIBRARY
INSTITUTE.

Тип. К. Маттисена въ Юрьевѣ.

Предисловіе къ русскому переводу.

По выходѣ въ свѣтъ нѣмецкаго оригинала книги Баур'а — „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“ — для меня, какъ для редактора „Трудовъ Бюро по прикладной ботаникѣ“, вопросъ о томъ, что эта книга, если на то послѣдуетъ согласіе автора, появится въ русскомъ переводѣ, какъ приложеніе къ редактируемымъ мною „Трудамъ“, былъ окончательно рѣшеннымъ. Имя Баура, какъ ученаго, было достаточно извѣстно и до появленія этой книги, какъ извѣстно было и то направленіе, въ которомъ работаетъ онъ надъ разрѣшеніемъ труднѣйшей изъ біологическихъ проблемъ — вопросомъ о наслѣдственности. Однако, только по выходѣ этой книги, мы знаемъ Баура не только какъ ученаго, но и какъ талантливаго учителя, обладающаго рѣдкой способностью излагать просто и ясно самые сложные вопросы. Едва-ли нужно говорить о томъ, какъ тѣсно связаны вопросы наслѣдственности съ тѣми вопросами, которые входятъ въ сферу прикладной ботаники и зоологіи, такъ какъ каждому извѣстно, что современная, напримѣръ, селекція именно на этомъ основана и отсюда только и можетъ, и должна исходить. Насколько потребность въ такой книгѣ является назрѣвшей въ русскомъ обществѣ, въ частности въ томъ слоѣ его, который наиболѣе заинтересованъ въ укрѣпленіи прочныхъ научныхъ основъ въ области селекціи, я скажу даже болѣе того, именно потребность какъ-разъ въ предлагаемой книгѣ Баура, можно судить потому, что извлеченіе изъ этой книги издано уже Императорскимъ Обществомъ Сельскаго Хозяйства Южной Россіи.

Назвавъ свою книгу **„введеніемъ“** въ экспериментальное изученіе наслѣдственности, Баръ имѣлъ въ виду показать, что въ задачи его книги не входятъ детали и частности, что она не представляетъ собою спеціальнаго руководства въ какой-либо узкой отрасли дѣятельности, связанной съ ученіемъ о наслѣдственности, а лишь выясняетъ читателю тѣ основные принципы теоріи, методики и техники изученія наслѣдственности, усвоивъ которые, читатель можетъ дѣлать дальше увѣренные и планомѣрные шаги въ любой отрасли, связанной

съ экспериментами надъ явленіями наслѣдственности, въ томъ числѣ, слѣдовательно, и въ области селекціи. Читателю-же, желающему подробнѣе ознакомиться съ отдѣльными вопросами, обсуждаемыми въ этой книгѣ, и работать въ этомъ направленіи, подробный списокъ научной литературы въ концѣ книги и ссылки въ текстѣ даютъ возможность найти все то, что ему нужно.

Такъ какъ авторъ книги является сторонникомъ той школы ученыхъ, которая въ основу ученія о наслѣдственности кладетъ менделизмъ, вылившійся въ настоящее время въ особую, такъ называемую, „факторіальную теорію“, и выработавшій особую методику изслѣдованія, то главную цѣль книги автора составляетъ — выясненіе сущности этой методики и опредѣленіе цѣнности и смысла того, что собственно при помощи ея познается. Могутъ быть разные взгляды на то, насколько привильно разрѣшается менделизмомъ общая проблема наслѣдственности и измѣнчивости организмовъ, но никто, оставаясь на твердой почвѣ фактовъ, не сможетъ возражать противъ силы и продуктивности выдвинутыхъ Менделемъ методовъ познаванія этихъ явленій, по крайней мѣрѣ, въ данный моментъ, когда мы лучшими не обладаемъ. Эта сила и продуктивность доказаны многими фактами, въ томъ числѣ и въ области селекціи. Вотъ это-то выясненіе научныхъ основъ менделизма и его методовъ и надо считать главной и важнѣйшей заслугой книги Баура.

Другимъ достоинствомъ книги Баура является ея новизна. Авторъ ея уже потому долженъ быть въ курсѣ всѣхъ работъ по вопросамъ наслѣдственности, что онъ состоитъ редакторомъ „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“; вмѣстѣ съ тѣмъ, являясь однимъ изъ основателей факторіальной теоріи, онъ состоитъ въ постоянной перепискѣ со всѣми главнѣйшими сподвижниками ея, почему получаетъ свѣдѣнія о важнѣйшихъ работахъ, вносящихъ новое въ этотъ новый вопросъ, еще до опубликованія ихъ. Ясно, что это обстоятельство, гарантирующее всецѣло даже отъ частичной отсталости, особенно существенно въ данной отрасли знаній, сравнительно недавно вступившей на путь экспериментальныхъ изслѣдованій, причемъ многочисленные работники на поприщѣ науки въ послѣднее время быстро накопляли данныя и матеріалы въ этомъ направленіи.

Въ заключеніе мнѣ остается сказать, что уважаемый авторъ не только съ полной предупредительностью отнесся къ моей просьбѣ — разрѣшить переводъ его книги на русскій языкъ, но любезно прислалъ къ книгѣ рукописныя поправки, измѣненія и дополненія, имѣющія, слѣдовательно, появиться въ печати на русскомъ языкѣ раньше, чѣмъ они появятся на нѣмецкомъ языкѣ, при второмъ изданіи книги.

Считаю своимъ долгомъ выразить здѣсь глубокоуважаемому проф. д-ру Э. Бауру, автору книги, самую горячую благодарность за ту отзывчивость и предупредительность, которыя я встрѣтилъ съ его стороны.

Таблицы и рисунки воспроизводятся по оригинальнымъ клише, выписаннымъ изъ Берлина непосредственно отъ издателя, фирмы Борнтрегера. Выписка ихъ была сопряжена съ большими затрудненіями и задержками, въ виду чего, къ сожалѣнію, пришлось отложить печатаніе книги до начала настоящаго года, а цвѣтныя таблицы могутъ быть приложены только къ одному изъ послѣдующихъ выпусковъ „Трудовъ“.

Тщательную редакцію перевода, какъ въ отношеніи точной передачи смысла текста оригинала, такъ и въ отношеніи языка, любезно взялъ на себя Членъ Бюро, Павелъ Ивановичъ Мищенко.

Р. Регель.

Предисловіе.

Выдвигать на первый планъ свое личное пониманіе предмета — не только право, но и обязанность лектора; слушатели желаютъ и должны знать, каково общее научное міровоззрѣніе лектора. При этомъ вопросъ — думаютъ-ли другіе одинаково съ нимъ или иначе, — является второстепеннымъ. (Юліусъ фонъ Саксъ въ предисловіи къ своимъ лекціямъ по физіологіи растеній).

Книга эта, какъ указываетъ и ея заглавіе, должна быть **введеніемъ** въ ученіе о наслѣдственности, которое развивается въ настоящее время съ изумительной быстротой. При томъ большомъ интересѣ, который возбуждаетъ къ себѣ этотъ вопросъ въ послѣднее время въ широкихъ кругахъ общества, между прочимъ, и у насъ въ Германіи, мнѣ кажется, что изданіе книги, понятной для каждаго до извѣстной степени подготовленнаго въ естественно-историческомъ направленіи читателя, является своевременнымъ.

Книга эта составилась изъ тѣхъ лекцій, которыя я читалъ почти ежегодно уже съ 1905 года въ Берлинскомъ Университетѣ. Уже по одному этому сохранена здѣсь и форма „лекцій“. Кромѣ того, къ удержанію этой лекціонной формы побуждало меня и то раздѣляемое мною положеніе Сакса (Sachs), которое поставлено выше въ качествѣ эпиграфа къ книгѣ.

Если читатель достаточно знакомъ съ вопросами наслѣдственности, то ему легко будетъ замѣтить, что я во всѣхъ своихъ важнѣйшихъ положеніяхъ держусь одинаковаго мнѣнія съ Іоганнсеномъ (Johannsen). Не надо забывать, что какъ-разъ въ вопросахъ наслѣдственности и видообразованія еще очень много спорнаго; весьма многое здѣсь зависитъ еще въ большей или меньшей степени отъ той или иной индивидуальной точки зрѣнія. Совершенно невольно, однако, именно мое личное воззрѣніе я ставилъ всюду „на первый планъ“, согласно тому, что сказано выше въ эпиграфѣ, заботясь лишь о томъ, чтобы все спорное или нерѣшенное именно такимъ являлось и для читателя.

Рисунки, обиліе которыхъ является прямой заслугой издателя, большею частью оригинальны. Отчасти это мои собственныя фотографіи, отчасти рисунки и акварели господъ: Эйхгорна (Eichorn'a), въ Панковѣ, и въ особенности Г. Тальгейма (H. Thalheim'a), въ Берлинѣ. Всѣ данныя и матеріалы для рисунковъ, тамъ, гдѣ не указанъ особый источникъ, взяты мною изъ моихъ личныхъ изслѣдованій. Цѣлый рядъ другихъ объектовъ, касающихся опытовъ надъ овсомъ, я получилъ въ даръ отъ моего друга Г. Нильссонъ-Эле (H. Nilsson-Ehle), изъ Свалёфа, съ которымъ я вообще обмѣнивался мыслями по вопросамъ, затронутымъ въ лекціяхъ VII и XI-й. По растеніямъ Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle) изготовлены рисунки 21—26. Объектами для рисунковъ, касающихся ксеній (рис. 27 и 79), я обязанъ проф. К. Корренсу (C. Correns'y), въ Мюнстерѣ. Рисунки ублюдковъ фазановъ я получилъ отъ моего коллеги, проф. Полла (Poll'a), въ Берлинѣ. Рисунки таблицы IX-ой исполнены по оригинальнымъ акварелямъ І. Будера (J. Buder'a), въ Лейпцигѣ, которыя онъ любезно предоставилъ въ мое распоряженіе. Съ большой благодарностью я долженъ упомянуть также имя д-ра А. Л. Гагедорна (A. L. Hagedoorn'a), изъ Ферріеръ, который сообщилъ мнѣ свой, еще не опубликованный матеріалъ касательно отталкиванія наслѣдственныхъ факторовъ у куръ (лекц. IX); по наброскамъ д-ра Гагедорна (Hagedoorn'a) изготовленъ рис. 31.

Наглядные примѣры для вывода законовъ расщепленія признаковъ почти всѣ взяты мною намѣренно изъ опытовъ надъ однимъ и тѣмъ-же объектомъ — *Antirrhinum majus*, надъ которымъ, главнымъ образомъ, я производилъ свои эксперименты, что, какъ я убѣдился при чтеніи курса, облегчаетъ пониманіе явленія. Большая часть этихъ моихъ опытовъ еще не была опубликована.

Списокъ литературы, несмотря на 426 номеровъ, приведенныхъ мною, ни въ коемъ случаѣ не является исчерпывающей библіографіей ученія о наслѣдственности. Я выбралъ ограниченное число работъ такимъ образомъ, чтобы каждый, интересующійся спеціальнымъ вопросомъ, пользуясь этимъ спискомъ, легко могъ найти сперва новую литературу объ этомъ вопросѣ, а затѣмъ уже при посредствѣ ея и болѣе старую, здѣсь въ отдѣльности не цитированную.

Берлинъ, Фридрихсгагенъ.
Мартъ 1911.

Эрвинъ Бауръ.

Лекція I-ая.

Введеніе. — Что такое наслѣдуемый признакъ? — Измѣнчивость. — Кривыя измѣнчивости.

Вопросъ о происхожденіи видовъ въ теченіе цѣлыхъ десятилѣтій являлся тѣмъ фокусомъ, въ которомъ сходились интересы зоологовъ и ботаниковъ, и тѣмъ не менѣе, какъ тѣ, такъ и другіе экспериментировали въ этой области изумительно мало. Результаты, добытые немногими изслѣдователями, составлявшими въ этомъ отношеніи исключеніе, не принимались во вниманіе. Палеонтологія, сравнительная анатомія и исторія развитія, географія животныхъ и растеній служили главными и почти единственными источниками, изъ которыхъ почерпали фактическій матеріалъ по даннымъ вопросамъ.

Въ ряду многочисленныхъ частныхъ вопросовъ ученія о происхожденіи видовъ особый интересъ къ себѣ вызывали два слѣдующіе вопроса: о взаимномъ родственномъ отношеніи нынѣ живущихъ животныхъ и растеній къ видамъ вымершимъ, т. е. вопросъ о филогеніи нынѣ живущихъ организмовъ, и во-вторыхъ — вопросъ о причинахъ и способахъ возникновенія и трансформаціи видовъ. Собственно говоря, на послѣдній вопросъ отвѣтъ долженъ былъ бы послѣдовать раньше, чѣмъ на первый, но благодаря особому интересу, возбуждаемому первымъ, именно послѣдній находился долго въ нѣкоторомъ пренебреженіи. Такое положеніе вещей, разумѣется, не могло способствовать развитію нашихъ познаній въ данной области.

Съ 1900 года въ этомъ направленіи чувствуется нѣкоторая перемѣна. Сперва единично, а затѣмъ все въ большемъ и большемъ масштабѣ вопросы о происхожденіи видовъ и о наслѣдственности становятся задачей экспериментальныхъ изслѣдованій.

Толчекъ къ этому данъ былъ съ двухъ сторонъ: съ одной стороны крайне важными опытами и наблюденіями Г. де-Фриза (H. de-Vries) (395 [1]) надъ возникновеніемъ новыхъ видовъ въ

1) Цифры въ скобкахъ указываютъ на соотвѣтствующую работу въ спискѣ литературы, печатающемся въ концѣ настоящей книги. *Ред.*

родѣ *Oenothera*, съ другой стороны, и притомъ въ особенности, благодаря вновь открытымъ законамъ Менделя о расщепленіи признаковъ у гибридовъ.

Уже въ 1866-омъ году августинскій монахъ Грегоръ Менделъ (G. Mendel) (241) открылъ въ высшей степени своеобразную закономѣрность, которая обнаруживается при взаимномъ скрещиваніи различныхъ расъ растеній и можетъ быть выражена въ числовыхъ отношеніяхъ по извѣстной формулѣ. Найдя вмѣстѣ съ тѣмъ вполнѣ вѣрное объясненіе значенія этой закономѣрности, Менделъ изложилъ свои взгляды въ его извѣстномъ обстоятельномъ трудѣ. Это открытіе Менделя осталось однако совершенно незамѣченнымъ, и только въ 1900-омъ году три ботаника: Г. де-Фризъ (Hugo de Vries) (387, 388), К. Корренсъ (C. Correns) (64) и Е. Чермакъ (E. Tschermak) (374) снова замѣтили, независимо другъ отъ друга, явленіе расщепленія признаковъ у гибридовъ и опубликовали свои наблюденія. Дальнѣйшая разработка законовъ Менделя оказалась необыкновенно плодотворной, характеръ и темпъ изслѣдованій въ этомъ направленіи приняли такой оборотъ, что, пожалуй, вполнѣ правъ Кембриджскій зоологъ Р. К. Пённетъ (R. C. Punnet) (288), говоря слѣдующее: „Положеніе біолога въ наше время совершенно аналогично положенію химика сто лѣтъ тому назадъ, когда Дальтонъ вывелъ законъ постоянства состава вещества. Въ томъ и другомъ случаѣ лейтмотивомъ служила повторяемость: въ одномъ случаѣ — повторяемость атома, въ другомъ — повторяемость варіацій въ живыхъ организмахъ. Съ яснымъ пониманіемъ этого принципа, послѣ долгаго и кропотливаго анализа, стройное зданіе современной химіи было воздвигнуто на основаніи ученія объ атомѣ; то-же самое должно быть и въ біологіи, съ тѣмъ лишь отличіемъ, что здѣсь процессъ анализа можетъ быть болѣе продолжительнымъ, какъ вслѣдствіе болѣе сложной природы объектовъ изслѣдованія, такъ и вслѣдствіе большаго количества времени, необходимаго для опытовъ надъ живыми организмами".

Прежде чѣмъ углубиться въ эту обширную, новую и сокровенную область точнаго знанія, мы должны условиться относительно нѣкоторыхъ основныхъ понятій. Условимся прежде всего на счетъ того, въ какомъ смыслѣ мы будемъ употреблять слова: наслѣдственность, признакъ, особенность. Нѣкоторыя изъ опредѣленій подобнаго рода должны прежде всего привлечь къ себѣ наше вниманіе.

Когда мы видимъ, что сѣмена желтаго тюльпана даютъ снова желтые тюльпаны, а сѣмена бѣлаго — бѣлые, то мы говоримъ, что соотвѣтственная окраска цвѣтовъ наслѣдуется потомствомъ, что она есть наслѣдуемый, неизмѣнный и при размноженіи сѣменами признакъ. И этимъ признакомъ — „бѣлой окраской цвѣтовъ“, или-же соотвѣтственно „желтой окраской цвѣтовъ“, — оба вида тюльпана отличаются другъ отъ друга. Въ такомъ-же смыслѣ говоримъ мы о самыхъ различныхъ, воспринимаемыхъ нашими чувствами внѣшнихъ особенностяхъ растеній и животныхъ, какъ о признакахъ наслѣдуемыхъ, характерныхъ для сущности даннаго вида.

Однако въ научной теоріи наслѣдственности мы не можемъ остаться при такомъ опредѣленіи понятія наслѣдственности. Мы должны здѣсь выражаться гораздо опредѣленнѣе. Въ этой области особенно много выяснили работы Іогансена (Johannsen'a) (189, 192) и Клебса (Klebs'a) (205). Сейчасъ мы разсмотримъ конкретные, уясняющіе дѣло примѣры.

Каждому, конечно, знакомъ одинъ изъ видовъ одуванчика, *Taraxacum Dens leonis*. Если раздѣлить такой дикорастущій на низменности одуванчикъ соотвѣтствующимъ образомъ на 2 части и затѣмъ посадить одну часть въ Берлинѣ, а другую гдѣ нибудь высоко въ Альпахъ, то мѣсяца черезъ два объ эти части (половины) будутъ выглядѣть настолько различно, что вы едва-ли причислили бы оба индивида къ одному виду, если бы вамъ не была извѣстна ихъ исторія. Альпійскій экземпляръ будетъ достигать всего только $^1/_{10}$ вышины экземпляра изъ низменности, кромѣ того и форма, и анатомическое строеніе листьевъ, характеръ волосяного покрова, окраска цвѣтовъ и проч. будутъ весьма различны.

Парижскій ботаникъ Г. Боннье (G. Bonnier) (37) произвелъ въ большомъ числѣ соотвѣтственные опыты съ различными растеніями. Изъ его работъ взятъ также и приложенный здѣсь рисунокъ **(рис. 1, стр. 6)**.

Если мы снова возьмемъ наше растеніе, уже измѣнившееся въ горахъ, и перенесемъ его обратно на равнину, то увидимъ, что всѣ вновь развившіяся на равнинѣ части этого растенія примутъ здѣсь цѣликомъ старую, знакомую намъ форму.

Если мы станемъ культивировать альпійскія растенія, напр., кустикъ эдельвейса, *Gnaphalium leontopodium*, на низменности, въ жирной садовой землѣ, то найдемъ, что растенія, хотя и растутъ прекрасно, однако-же внѣшній ихъ обликъ также совершенно измѣнится. Всѣ, нѣкогда бѣлыя части растенія (благодаря

густому волосяному войлоку), становятся зелеными; волосяной покровъ большею частью исчезаетъ, листья становятся шире, измѣняется и форма соцвѣтій. Можно видоизмѣнить этотъ опытъ также слѣдующимъ образомъ: не раздѣляя растенія на части,

Рис. 1 (371). Модификаціи *Taraxacum Dens leonis* по Боннье (по Bonnier). Части одного растенія. Одна часть выросла на низменности, другая въ горахъ.

взять часть сѣмянъ съ одного и того-же индивида, напр., съ упомянутаго одуванчика, и высѣять часть ихъ на равнинѣ, а другую часть въ горахъ. И въ этомъ случаѣ по внѣшности получатся совершенно различные индивиды въ горахъ и на равнинѣ. Если же высѣять сѣмена горныхъ экземпляровъ на равнинѣ, то вырос-

шія такимъ образомъ растенія ничѣмъ не будутъ отличаться отъ тѣхъ, родители которыхъ росли на равнинѣ.

Въ широкомъ масштабѣ опыты подобнаго рода произвелъ недавно Клебсъ (Klebs) (202—206). Онъ подвергалъ растенія вліянію измѣненныхъ внѣшнихъ условій. Культивируя наши мѣстныя растенія во влажной теплицѣ или въ парничкахъ, подъ синими или красными стеклами, онъ показалъ, какъ велика зависимость внѣшнихъ особенностей растенія отъ различнаго рода внѣшнихъ вліяній. Весьма поучителенъ съ этой точки зрѣнія опытъ, который можно произвести съ часто культивируемымъ и всѣмъ знакомымъ декоративнымъ растеніемъ — китайскимъ первоцвѣтомъ, *Primula sinensis*. Въ составѣ этого вида имѣются вполнѣ „постоянныя“ (константныя) красныя, блѣдно-красныя и бѣлыя расы. Оказывается однако, что и здѣсь окраска цвѣтовъ въ сильной степени зависитъ отъ легко измѣняемыхъ внѣшнихъ факторовъ, напр., отъ температуры. Если мы вырастимъ до крупныхъ размѣровъ нѣкоторое количество сѣянцевъ чистой, постоянной красной расы *(Primula sinensis rubra)*, „нормально“ цвѣтущей красными цвѣтами, затѣмъ перенесемъ за нѣсколько недѣль до цвѣтенія часть нѣсколько подросшихъ растеній во влажную, теплую оранжерею и дадимъ имъ расти при температурѣ отъ 30—35° С., въ нѣсколько затѣненномъ положеніи (вполнѣ хорошо ими переносимомъ), другой-же части сѣянцевъ дадимъ развиваться при температурѣ отъ 15—20° С., то найдемъ, что тепличныя растенія цвѣтутъ исключительно бѣлыми цвѣтами, т. е. будутъ вести себя какъ первоцвѣты бѣлой расы, тогда какъ индивиды, выращенные при 15—20°, будутъ имѣть нормальные красные цвѣты. Если теперь перенести такой первоцвѣтъ[2]), начавшій цвѣсти бѣлыми цвѣтами, снова въ холодную оранжерею, то, хотя бывшіе уже на лицо бѣлые цвѣты, какъ и цвѣты, распускающіеся въ ближайшіе дни, и останутся таковыми, но цвѣты, развивающіеся позже, будутъ уже совершенно нормально-красными. Такимъ образомъ, мы видимъ, что окраска цвѣтовъ въ сильной степени подвержена вліянію внѣшнихъ факторовъ и что это вліяніе дѣйствуетъ и на любое иное внѣшнее качество. Слѣдовательно, мы не имѣемъ права сказать, что „красная окраска цвѣтовъ“ этого первоцвѣта наслѣдственна, такъ какъ потомки его, выросшіе при из-

2) Растенія, выращиваемыя изъ сѣмянъ такихъ бѣлыхъ тепличныхъ цвѣтовъ, не отличаются отъ тѣхъ, которыя выращиваются изъ сѣмянъ красныхъ тепличныхъ цвѣтовъ. См. объ этомъ лекцію III-ю.

вѣстныхъ условіяхъ культуры, цвѣтутъ уже бѣлыми цвѣтами. То, что наслѣдуетъ данный первоцвѣтъ, это вполнѣ опредѣленный, типическій **характеръ реакціи на температурныя вліянія**, иными словами — наслѣдственная способность развивать при температурѣ 20° С. красные, а при 30° С. — бѣлые цвѣты.

Однако-же имѣется еще одна бѣлая раса вида *Primula sinensis* („*P. s. alba*"), которая всегда, даже культивируемая при 20° С., цвѣтетъ бѣлыми цвѣтами. Въ силу сказаннаго выше, мы, слѣдовательно, вопреки установившемуся обычаю, строго говоря, не имѣемъ права сказать, что различіе между обѣими расами состоитъ въ томъ, что одна изъ нихъ даетъ бѣлые цвѣты, а другая красные. Выражаясь правильно, мы должны сказать: *Primula sinensis rubra* реагируетъ на условія культуры ея при 20° С. образованіемъ красныхъ цвѣтовъ, на культуру-же при 30° С. — образованіемъ бѣлыхъ цвѣтовъ, тогда какъ *Primula sinensis alba*, какъ на культуру при 20°, такъ и при 30° реагируетъ образованіемъ бѣлыхъ цвѣтовъ. Постоянный признакъ, создающій различіе между этими обѣими расами, вовсе не заключается въ окраскѣ послѣднихъ, но въ ихъ специфическомъ, характерномъ способѣ реагировать окраской цвѣтовъ на опредѣленную температуру и другія внѣшнія вліянія. Это слѣдуетъ всегда имѣть въ виду, и не только въ данномъ случаѣ, но и въ отношеніи къ любому внѣшнему признаку, какъ у животныхъ, такъ и у растеній.

Наслѣдуется всегда только опредѣленный, специфическій способъ реакціи на внѣшнія условія, и то, что мы воспринимаемъ нашими чувствами, какъ внѣшнія качества, является лишь результатомъ этой реакціи на случайное сочетаніе внѣшнихъ условій, въ которыхъ какъ-разъ и развивался изслѣдуемый индивидъ.

Хотя индивидъ *Primula sinensis rubra*, выращенный при 30° С., съ внѣшней стороны ничѣмъ не отличается отъ экземпляра *Primula sinensis alba*, однако, само собою разумѣется, изъ этого далеко еще не слѣдуетъ, что онъ тождественъ съ нимъ. Paraffinum durum и paraffinum liquidum различаются съ обыденной точки зрѣнія тѣмъ, что одинъ изъ нихъ жидкій, а другой твердый. Если мы, однако, подогрѣемъ paraffinum durum, то онъ станетъ жидкимъ и тогда съ внѣшней стороны будетъ неотличимымъ отъ нагрѣтаго paraffinum liquidum. Цѣль этого сравненія ясна и мы не станемъ входить глубже въ детали. Говорить,

что оба парафина отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что одинъ изъ нихъ твердый, а другой жидкій — было бы наивно. То, что главнымъ образомъ отличаетъ оба эти парафина, это ихъ точки плавленія, т. е. „тотъ характерный способъ, какимъ они реагируютъ на внѣшнюю температуру при измѣненіи ихъ аггрегатнаго состоянія“. Совершенно также наивно было бы по существу говорить, что *Primula sinensis rubra* и *Primula sinensis alba* отличаются другъ отъ друга окраской цвѣтовъ, что окраска цвѣтовъ какъ таковая и есть наслѣдуемый признакъ, создающій различіе между ними. Всѣ эти „модификаціи“ чисто временнаго характера. Какъ расплавленный paraffinum durum, при перенесеніи въ низкую температуру, снова становится твердымъ „нормальнымъ“ paraffinum durum, также и первоцвѣтъ, который мѣсяцами цвѣлъ бѣлыми цвѣтами въ теплицѣ, дастъ красные цвѣты, при перенесеніи его въ болѣе холодное мѣсто культуры. Подобно тому, какъ точка плавленія парафина остается всегда неизмѣнной, также точно не мѣняется и тотъ характерный способъ реагированія *Primula sinensis rubra* на температурныя раздраженія при наличности другихъ отношеній, вызываемыхъ культурой при высокой температурѣ. Что же касается наличности или отсутствія красной окраски цвѣтовъ, то эта модификація въ данномъ случаѣ сама по себѣ не наслѣдственна.

Этого рода модификаціямъ слѣдуетъ противопоставить другое, рѣдко наблюдаемое явленіе. По причинамъ, о которыхъ мы до сихъ поръ не знаемъ ничего достовѣрнаго, внезапно можетъ возникнуть изъ *Primula sinensis rubra* вегетативнымъ путемъ, при образованіи отпрысковъ, или генеративнымъ способомъ, индивидъ съ бѣлыми цвѣтами. Послѣдній обнаруживаетъ иной способъ реагированія на температурныя вліянія и ведетъ себя въ этомъ отношеніи почти такъ-же, какъ и *Primula sinensis alba*. Такого рода перемѣна въ способѣ реакціи представляетъ собою уже нѣчто принципіально различное отъ обычной измѣнчивости. Различіе это такого-же характера, какое существуетъ между простымъ плавленіемъ парафина и перемѣной, хотя бы и незначительной, точки плавленія нашего paraffinum durum, вызванной химическимъ измѣненіемъ самого парафина.

Глубокое уклоненіе подобнаго рода, т. е. измѣненіе до извѣстнаго момента всегда постояннаго, типическаго способа реагированія на внѣшнія вліянія, и есть то, что лежитъ въ основѣ тѣхъ мутацій (гетерогенныхъ измѣненій), о которыхъ такъ много было говорено въ послѣдніе годы. Связанныя съ этимъ

и замѣтныя съ внѣшней стороны различія между „мутантомъ“ (гетерогенно возникшей формой) и „исходнымъ видомъ“ могутъ быть при этомъ весьма не одинаковы. Степень этихъ, съ внѣшней стороны замѣтныхъ для насъ различій, не имѣетъ однако никакого значенія для рѣшенія вопроса о томъ — имѣемъ-ли мы въ данномъ случаѣ дѣло съ мутаціей, или съ модификаціей. Если вновь возникшій, отличительный признакъ покоится на измѣненіи способа реакціи, хотя бы и очень маломъ (т. е. если измѣненіе наслѣдуется), то мы имѣемъ дѣло съ мутаціей вообще (гетерогеннымъ измѣненіемъ). Ближе мы познакомимся съ этими мутаціями и съ ихъ причинами въ лекціи XI. Здѣсь-же отмѣтимъ лишь принципіальное различіе между мутаціей (гетерогенезисомъ) и модификаціей.

Указанная выше прямая зависимость признаковъ какого-либо растительнаго индивида отъ внѣшнихъ вліяній наблюдается и у животныхъ, хотя и не съ такой ясностью, какъ у растеній, что объясняется различными причинами. Прежде всего, по крайней мѣрѣ болѣе высоко организованныя животныя очень чувствительны къ слишкомъ сильнымъ измѣненіямъ внѣшнихъ условій: они не выдерживаютъ часто тѣхъ крайнихъ колебаній въ условіяхъ, которыя легко переносятся многими растеніями. Затѣмъ, особенно у высшихъ животныхъ, самое постоянство внѣшнихъ условій, наиболѣе способныхъ оказывать вліяніе на формативные процессы организма, въ значительной степени поддерживается уже какъ-бы автоматически. Достаточно упомянуть, хотя бы животныхъ съ постоянной температурой тѣла, или объ автоматическихъ (хотя и мало изслѣдованныхъ) регуляціяхъ содержанія солей, о такомъ-же регулированіи осмотическаго давленія жидкостей, омывающихъ ткани; вспомнимъ также регуляцію содержанія кислорода и угольной кислоты въ жидкостяхъ тѣла и т. д. Такое автоматически поддерживаемое постоянство внѣшнихъ по отношенію къ организму животнаго условій имѣетъ особенное значеніе для младенческой стадіи животнаго, т. е. для животныхъ, находящихся въ самыхъ раннихъ стадіяхъ развитія — для зародышей млекопитающихъ, находящихся въ утробѣ матери и для зародышей птицъ, защищенныхъ скорлупой. Само собою ясно, что въ данныхъ условіяхъ измѣняемы только растущія зародышныя части. То-же самое въ сущности мы наблюдаемъ и у растеній. Если мы, оставаясь при нашихъ старыхъ примѣрахъ, пересадимъ одуванчикъ изъ равнины въ горы, то измѣнится лишь то, что вырастетъ при

новыхъ условіяхъ (новый приростъ), выросшіе-же еще на равнинѣ листья и цвѣты остаются неизмѣненными. Если-бы одуванчикъ обладалъ замкнутымъ, ограниченнымъ ростомъ, какъ большинство высшихъ животныхъ, то съ нимъ трудно было-бы производить подобнаго рода эксперименты. Несмотря однако на указанныя трудности, все же вполнѣ возможно экспериментировать въ указанномъ направленіи и съ животными. Въ послѣднее десятилѣтіе работы подобнаго рода дали блестящіе результаты въ экспериментальной зоологіи вообще и особенно въ такъ называемой „механикѣ развитія“, которая достаточно показала, что въ принципѣ все то, что установлено относительно законовъ измѣнчивости для растеній, вполнѣ приложимо и въ отношеніи къ животнымъ.

Большинству изъ насъ, конечно, извѣстно, что окраска крыльевъ бабочекъ въ большей или меньшей степени подвержена вліянію температуры, дѣйствующей на куколки въ опредѣленныхъ стадіяхъ ихъ развитія. Напр., куколки репейницы, *Vanessa cardui*, подверженныя долгое время вліянію низкой температуры, находясь, напр., около мѣсяца въ холодильникѣ, приблизительно при 0° С., даютъ бабочекъ окрашенныхъ замѣтно иначе, чѣмъ куколки, развивавшіяся при комнатной температурѣ, или находившіяся долгое время въ теплѣ, напримѣръ, нѣсколько дней при 36—37° С. Экспериментами подобнаго рода съ цѣлью полученія холодныхъ и теплыхъ „аберрацій“, какъ ихъ называютъ собиратели бабочекъ, много занимались: Дорфмейстеръ (Dorfmeister) (119—121), Вейсманъ (Weismann) (404), Штандфуссъ (Standfuss) (341—346), Фишеръ (Fischer) (135), Федерлей (Federley) (133) и другіе. Аналогичные-же и очень тщательные опыты произвелъ надъ жуками Тоуеръ (Tower) (368).

Помимо вліянія температуры, слѣдуетъ отмѣтить также и вліяніе факторовъ питанія на окраску бабочекъ. Такъ, напр., если заставить гусеницъ толстоголовaго шелкопряда, *Ocneria dispar*, питаться иными растеніями, чѣмъ тѣ, которыми онѣ питаются обычно, напр., листьями лѣсного орѣха, вмѣсто обычныхъ дубовыхъ листьевъ, то можно достигнуть очень ясныхъ модификацій окраски. Б. Пикте (B. Pictet) (273) обязаны мы весьма поучительными экспериментами этого рода. Не менѣе поучительны опыты, произведенные Бабакомъ (Babák'омъ) (2) надъ головастиками. Можно, оказывается, взявъ извѣстное количество головастиковъ одинаковаго происхожденія, выращивать одну часть ихъ на мясной пищѣ, а другую на растительной. Объ категоріи

животныхъ, подвергнутыхъ такому эксперименту, продолжаютъ свое развитіе, но модифицируются весьма различно. Въ то время, какъ у головастиковъ, выращенныхъ на мясѣ, длина кишекъ въ 4,4 раза больше длины тѣла, у вегетаріанцевъ она въ 7 разъ больше длины тѣла.

Подобная зависимость относительной длины кишекъ отъ рода пищи, даваемой въ юномъ возрастѣ, по всей вѣроятности наблюдается и у млекопитающихъ. За это говорятъ, напр., наблюденія надъ кошками. Весьма вѣроятно также, что форма черепа, особенно длина морды у хищниковъ, сильно измѣняется въ зависимости отъ рода пищи молодыхъ животныхъ. Точные эксперименты въ этомъ направленіи, однако, почти отсутствуютъ. Крайне тщательными опытами относительно модификацій у млекопитающихъ мы обязаны Соммеру (Summer'y) (357—359), который показалъ, что, напр., длина хвоста у мышей весьма сильно подвержена вліянію температуры, при которой выростаютъ соотвѣтственные индивиды. Точно также зависитъ отъ температуры и количество волосъ. Мыши, выросшія въ холодномъ опытномъ помѣщеніи, были гуще покрыты волосами, чѣмъ выросшія въ теплѣ. Подобные опыты произвелъ Пржибрамъ (Przibram) (285) надъ крысами.

Вотъ слѣдовательно то, что должно служить намъ для первой оріентировки. Боюсь, какъ-бы не вызвать удивленія тѣмъ, что я употребилъ столько словъ и времени на предметъ, который, пожалуй, многимъ покажется самъ собою понятнымъ. Но какъ-разъ здѣсь именно для насъ все должно быть вполнѣ ясно и опредѣленно. Неясныя представленія въ этой области послужили уже причиной многихъ недоразумѣній и принесли много вреда успѣху науки.

Мы установили, такимъ образомъ, что то, что характеризуетъ видъ и что наслѣдуется видомъ, есть въ сущности не что иное, какъ опредѣленный специфическій способъ реагированія на внѣшніе факторы. Результатъ такого реагированія, т. е. внѣшніе признаки каждаго отдѣльнаго индивида, зависитъ вслѣдствіе этого отъ двухъ причинъ: во-первыхъ — отъ специфическаго, наслѣдственнаго характера реакціи вида, къ которому принадлежитъ данный индивидъ, и во-вторыхъ отъ внѣшнихъ условій, при которыхъ этотъ индивидъ развивался.

Первоцвѣтъ наслѣдуетъ не опредѣленную окраску цвѣтовъ, но опредѣленный способъ реагированія на временныя внѣшнія вліянія той или другой окраской. Этотъ **характеръ**

реакціи и есть, такимъ образомъ, **наслѣдуемый признакъ,** отличающій различныя расы первоцвѣта другъ отъ друга. Точно также опредѣленная длина хвоста, опредѣленная густота волосяного покрова, опредѣленная длина челюстей и т. д. вовсе не представляютъ собою наслѣдуемыхъ, характерныхъ для извѣстной расы мышей признаковъ; наслѣдуется только опредѣленная, типическая способность къ реакціи на внѣшнія условія.

Такъ какъ внѣшнія условія для различныхъ индивидовъ одного и того же вида и даже для различныхъ органовъ одного и того же индивида никогда не бываютъ точь-въ-точь одинаковы, то отсюда слѣдуетъ, что различные индивиды даже такъ называемаго „хорошаго“, вполнѣ обособленнаго вида, и различные органы одного и того же индивида отличаются другъ отъ друга по своимъ внѣшнимъ признакамъ. Эта разнородность, обусловливаемая вліяніемъ различныхъ внѣшнихъ условій, эти „модификаціи“ подчиняются весьма своеобразнымъ законамъ и правиламъ.

Сѣмена фасоли (бобовъ) представляютъ собою излюбленный объектъ подобнаго рода изслѣдованій. Установлено, что значительное число самыхъ различныхъ внѣшнихъ условій вліяетъ на величину этихъ сѣмянъ, на первомъ мѣстѣ здѣсь должны быть поставлены различнаго рода факторы, обусловливающіе питаніе. Однимъ изъ нихъ является, напримѣръ, число сѣмянъ, развивающихся въ бобѣ. Если въ бобѣ оплодотворена только одна яйцеклѣтка, то сѣмя образовавшееся изъ нея, лучше питается и становится больше, чѣмъ при оплодотвореніи многихъ яйцеклѣтокъ и образованіи многихъ сѣмянъ. Другимъ факторомъ питанія является число листьевъ, вырабатывающихъ пищу для питанія даннаго боба. Вообще, такихъ чисто случайныхъ факторовъ, которые могутъ вліять на величину сѣмени фасоли, имѣется множество. Для примѣра назовемъ безъ особаго выбора хотя бы слѣдующіе пять:

a) Число сѣмянъ въ соотвѣтственномъ бобѣ.
b) Число бобовъ на плодоносящей вѣткѣ.
c) Число листьевъ на плодоносящей вѣткѣ.
d) Величина листьевъ на плодоносящей вѣткѣ.
e) Условія освѣщенія плодоносящей вѣтки.

Далѣе, во избѣжаніе излишняго усложненія счисленія, предположимъ, что всѣ эти пять факторовъ могутъ или только способствовать увеличенію объема сѣмянъ, или же только препятствовать этому. Условимся разъ навсегда обозначать условія, способствующія проявленію фактора, большими буквами алфавита, условія же, препятствующія этому проявленію — маленькими, слѣдовательно, такимъ образомъ:

Условія, способствующія питанію:

A) Небольшое число сѣмянъ въ бобѣ.
B) Небольшое число бобовъ на плодоносящей вѣткѣ.
C) Большое число листьевъ на плодоносящей вѣткѣ.
D) Большіе листья.
E) Благопріятныя условія освѣщенія плодоносящей вѣтки.

Условія, ослабляющія питаніе:

a) Большое число сѣмянъ въ бобѣ.
b) Большое число бобовъ на плодоносящей вѣткѣ.
c) Небольшое число листьевъ на плодоносящей вѣткѣ.
d) Небольшіе листья.
e) Плохія условія освѣщенія плодоносящей вѣтки.

Если мы примемъ во вниманіе только лишь эти пять факторовъ, то сѣмена фасоли, предоставленной въ развитіи самой себѣ, будутъ развиваться каждое въ отдѣльности при весьма различныхъ условіяхъ. Такъ, напр., одно сѣмя можетъ развиваться въ многосѣмянномъ бобѣ, сидящемъ на хорошо освѣщенной вѣткѣ, несущей мало бобовъ и богатой мелкими листьями. Это сѣмя будетъ развиваться, такимъ образомъ, при „комплексѣ условій“ a, B, C, d, E. Другія сѣмена могутъ развиваться при другихъ комплексахъ условій, а такъ какъ всѣ названные внѣшніе факторы другъ отъ друга независимы, то въ общемъ можно получить 32 такого рода различныхъ возможныхъ комбинаціи, причемъ всѣ онѣ будутъ обладать одинаковой степенью вѣроятности. Если мы изслѣдуемъ большое число, напр. 1000 сѣмянъ, то мы, слѣдовательно, должны будемъ ожидать, что около $^1/_{32}$ ихъ числа развивались при одномъ изъ этихъ различныхъ сочетаній условій. Если мы далѣе примемъ, ради простоты совершенно произвольно, что каждый изъ благопріятствующихъ факторовъ: A, B, C, D, E обозначаетъ улучшеніе условій на +1 (допустимъ, приблизительно удлиняетъ сѣмя на 0,1 мм.), а каждый изъ неблагопріятныхъ факторовъ обозначаетъ ухудшеніе на —1, то въ такомъ случаѣ 32 возможныя комбинаціи даютъ слѣдующія „цѣнности возможныхъ сочетаній или комбинацій условій:“

Возможныя комбинаціи.	Цѣнности ими реализованныхъ комбинацій условій.	Возможныя комбинаціи.	Цѣнности ими реализованныхъ комбинацій условій.
ABCDE	+5	aBCDE	+3
ABCDe	+3	aBCDe	+1
ABCdE	+3	aBCdE	+1
ABCde	+1	aBCde	−1
ABcDE	+3	aBcDE	+1
ABcDe	+1	aBcDe	−1
ABcdE	+1	aBcdE	−1
ABcde	−1	aBcde	−3
AbCDE	+3	abCDE	+1
AbCDe	+1	abCDe	−1
AbCdE	+1	abCdE	−1
AbCde	−1	abCde	−3
AbcDE	+1	abcDE	−1
AbcDe	−1	abcDe	−3
AbcdE	−1	abcdE	−3
Abcde	−3	abcde	−5

Мы получаемъ здѣсь, такимъ образомъ, комбинаціи съ цѣнностями +5 и −5 только по одному разу, +3 и −3 по пяти разъ, +1 и −1 по десяти разъ, т. е. комбинаціи условій,

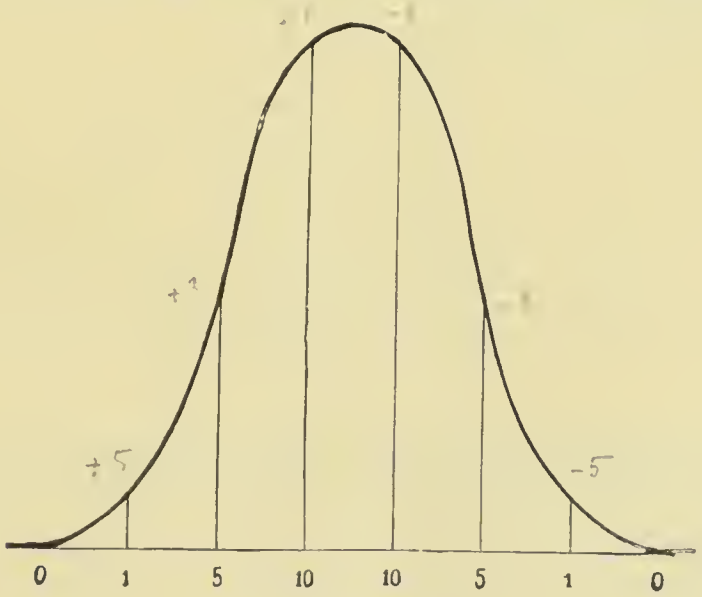


Рис. 2. (372).

которыя крайне благопріятны (цѣнность +5), или такія, которыя крайне неблагопріятны (цѣнность −5), встрѣчаются только по одному разу. Напротивъ, комбинаціи, въ которыхъ благопріятныя и неблагопріятныя условія приблизительно уравновѣшиваютъ

другъ друга (цѣнности +1, —1), встрѣчаются по десяти разъ каждое. Такимъ образомъ, чѣмъ ближе къ крайнему предѣлу цѣнность даннаго сочетанія, тѣмъ рѣже это сочетаніе встрѣчается.

Представленная въ видѣ кривой частота различныхъ цѣнностей сочетаній будетъ, слѣдовательно, такова, какъ на **рис. 2.**

Раньше было уже сказано, что изъ опредѣленнаго количества сѣмянъ въ извѣстное время должно было развиться при каждомъ изъ 32 различныхъ сочетаній условій приблизительно одинаковое число ихъ. Отсюда слѣдуетъ, что изъ даннаго количества сѣмянъ 1/32 часть должна была вырости при крайнемъ благопріятномъ сочетаніи +5, и такимъ-же образомъ 1/32 часть при крайнемъ неблагопріятномъ —5, такъ какъ именно эти цѣнности встрѣчаются только по одному разу. Напротивъ, 5/32 должны были развиться при цѣнностяхъ +3 и 5/32 при —3, потому что, какъ мы видѣли, по 5 возможныхъ комбинацій обнаруживаютъ эти цѣнности и, наконецъ, 10/32 всего числа сѣмянъ должны развиться при цѣнностяхъ +1 и 10/32 при —1, встрѣчающихся каждая по 10 разъ.

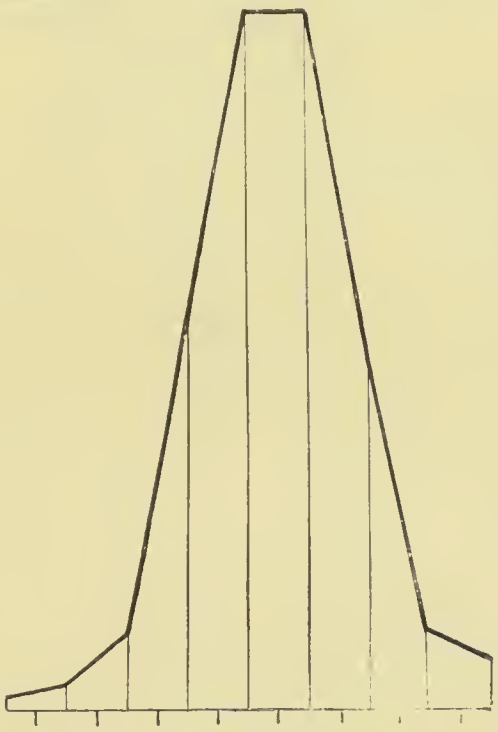
Если-бы мы теперь вмѣсто 5 внѣшнихъ факторовъ взяли еще большее число, хотя-бы 6, то мы получили-бы, вмѣсто ряда чиселъ: 1, 5, 10, 10, 5, 1, рядъ: 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1, и любое большее число факторовъ давало-бы также ряды чиселъ, которые, какъ въ треугольникѣ Паскаля:

1
1 2 1
1 3 3 1
1 4 6 4 1
1 5 10 10 5 1
1 6 15 20 15 6 1
1 7 21 35 35 21 7 1 и т. д.,

идентичны численной величинѣ показателей бинома $(a+b)^n$, слѣдовательно, отвѣчаютъ кривой вѣроятности Гауса (Gauss'a). У сѣмянъ фасоли измѣненіе величины идетъ приблизительно параллельно измѣненію цѣнностей сочетаній указанныхъ условій, т. е. сѣмена, выросшія при лучшихъ комбинаціяхъ условій, соотвѣтственно будутъ крупнѣе, выросшія-же при худшихъ, соотвѣтственно меньше.

Такъ какъ крайне благопріятныя комбинаціи условій столь-же рѣдки, какъ и крайне неблагопріятныя, а извѣстныя цѣнности этихъ сочетаній встрѣчаются тѣмъ чаще, чѣмъ лучше

уравновѣшиваютъ другъ друга благопріятные и неблагопріятные факторы, то надо ожидать, что и крайне большія и крайне маленькія сѣмена будутъ очень рѣдки и что различныя, лежащія между ними величины сѣмянъ будутъ встрѣчаться **тѣмъ чаще, чѣмъ менѣе онѣ приближаются къ крайнимъ величинамъ,** т. е. чѣмъ ближе онѣ къ извѣстной средней величинѣ. Притомъ самое возрастаніе частоты должно происходить приблизительно по той-же кривой, по которой возрастаетъ частота различныхъ цѣнностей, т. е. по **кривой случайности.**



Вѣсъ въ сгр.	25	30	35	40	45	50	55	60
Число найденныхъ сѣмянъ даннаго вѣса.	1	2	6	31	55	55	28	6	4

Рис. 3. (373). Вѣса 188 сѣмянъ по Іоганнсену (линія K. Johannsen'a). Такимъ образомъ, 1 сѣмя вѣситъ отъ 20—25 сгр., 2 сѣмени: 25—30 сгр., 6 сѣмянъ: 30—35 сгр. и т. д.

Посмотримъ теперь, насколько эмпирически найденныя числа согласуются съ тѣми, которыя требуются теоріей. Для этого взвѣсимъ, напр., всѣ сѣмена совершенно однородной грядки, распредѣлимъ ихъ на извѣстное число классовъ по вѣсу и посмотримъ, какое число сѣмянъ попадетъ въ тотъ или другой классъ. На **рис. 3** дается въ формѣ кривой частота вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ, найденныхъ въ соотвѣтствующемъ изслѣдованіи Іоганнсен'а (Johannsen) (189). Изъ этой кривой легко видѣть, насколько далеко идетъ сходство ея съ теоретической кривой вѣроятности. Соотвѣтствующія статистическія данныя были

собраны въ большомъ числѣ изъ наблюденій надъ самыми разнообразными объектами. **Рис. 4,** напр., даетъ по Іоганнсену (Johannsen) (189) кривую вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ различныхъ, принадлежащихъ къ одному и тому-же виду экземпляровъ

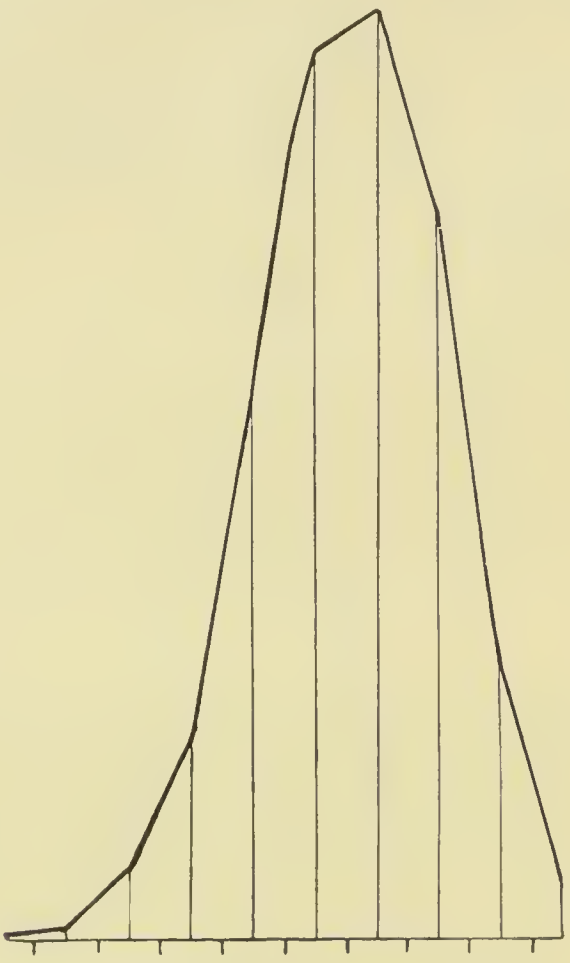


Рис. 4. (374). Вѣса 712 сѣмянъ обособленной чистой линіи (J.), по Іоганнсену (Johannsen).

карликовой фасоли. Нижеслѣдующая таблица показываетъ полученное лично мною число паръ листочковъ на различныхъ перистыхъ листьяхъ рябины, *Sorbus Aucuparia.*

Число паръ листочковъ	4	5	6	7	8
Частота листьевъ съ этимъ числомъ паръ	**5**	**59**	**141**	**61**	**5**

Изъ этого видно, что эмпирическія кривыя очень часто весьма сходны съ теоретической кривой вѣроятности.

Лекція II-я.

Частные случаи измѣнчивости; одновершинныя кривыя; многовершинныя кривыя. — Особые случаи обратимости модификацій формъ единой родни[3]). — Критическій періодъ.

Въ концѣ послѣдней лекціи было указано, что статистическое изслѣдованіе модификацій любыхъ, подчиняющихся количественной оцѣнкѣ признаковъ различныхъ органовъ индивида или даже различныхъ индивидовъ одной и той-же единой родни, очень часто даетъ въ результатѣ ряды чиселъ, въ большей или меньшей степени соотвѣтствующіе кривой вѣроятности.

Тамъ-же была уже выяснена и причина этого соотвѣтствія, заключающаяся въ томъ, что цѣлый рядъ совершенно „случайно“ комбинирующихся, независимыхъ другъ отъ друга внѣшнихъ факторовъ, оказываютъ то положительное, то отрицательное вліяніе на проявленіе подлежащихъ статистическому изученію модификацій признаковъ. Такъ какъ эти факторы комбинируются между собою исключительно по законамъ теоріи вѣроятности, то не трудно разсчитать, что какъ тѣ случаи, гдѣ комбинируются лишь факторы положительные, такъ и тѣ, гдѣ только отрицательные, будутъ весьма рѣдки. Наоборотъ, вѣроятность извѣстной комбинаціи будетъ тѣмъ больше, чѣмъ больше въ ней будутъ уравновѣшиваться факторы положительные и отрицательные.

Изображенный на **рис. 5** аппаратъ, сконструированный англійскимъ статистикомъ Гальтономъ (Galton), демонстрируетъ намъ проявленіе такой закономѣрности ad oculos. Сущность представленнаго на приборѣ сводится къ слѣдующему.

Если мы заставимъ, наклоняя аппаратъ, нѣкоторое количество дробинокъ перекатиться изъ вмѣстилища A чрезъ отверстіе B на плоскость, усаженную гвоздями, то катящіяся по плоскости дробинки будутъ очень часто наталкиваться на гвозди. При этомъ каждая дробинка будетъ имѣть совершенно одинаковые

3) Терминомъ „родня“ здѣсь имѣется въ виду передать содержаніе нѣмецкаго термина „Sippe“. *Ред.*

шансы при ударѣ о гвоздь отклониться какъ вправо, такъ и влѣво, вслѣдствіе чего отклоненія эти будутъ комбинироваться, слѣдуя закону теоріи вѣроятностей. Въ конечномъ результатѣ получится, что въ крайніе отдѣлы аппарата попадутъ лишь немногія дробинки, въ средніе же большое число ихъ.

Тщательно сконструированный подобный аппаратъ, при опытахъ на немъ, дѣйствительно даетъ въ результатѣ явленіе, почти точно укладывающееся въ кривую вѣроятности. Если, такимъ

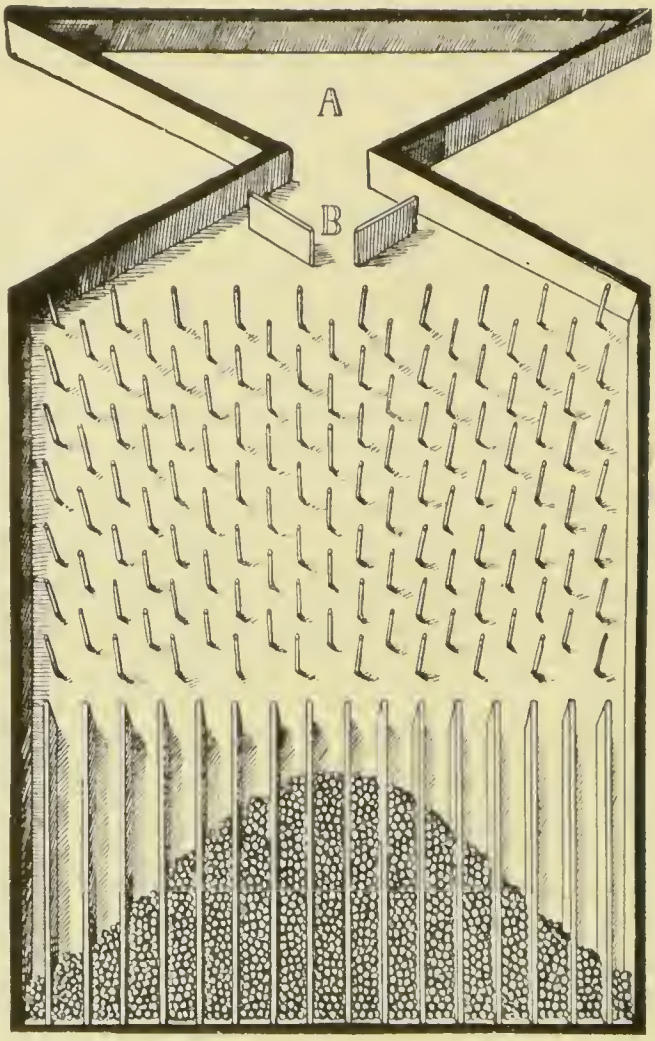


Рис. 5. (375).

образомъ, модификаціонная кривая отражаетъ на себѣ тѣ законы, которые управляютъ различными комбинаціями внѣшнихъ условій, вліяющихъ на модифицированіе признаковъ, то, слѣдовательно, модификаціонная кривая до извѣстныхъ предѣловъ можетъ быть измѣняема произвольно. Если мы позаботимся о томъ, чтобы для даннаго числа особей внѣшній факторъ, оказывающій извѣстное вліяніе на опредѣленный признакъ, былъ, по возможности, одинаковъ, то указанный ихъ признакъ проявится у всѣхъ особей одинаково. Конечно, теоретически это легко

сказать, но практически осуществить — крайне трудно. Достаточно припомнить тѣ 5 факторовъ, о которыхъ упомянуто на стр. 14, чтобы понять полную невозможность поставить всѣ бобы даннаго экземпляра фасоли въ такія условія, гдѣ-бы всѣ сѣмена пользовались ими въ одинаковой мѣрѣ. Не меньшія трудности встрѣтятся и при попыткѣ воспитать рядъ растеній въ совершенно одинаковыхъ условіяхъ, начиная со дня прорастанія ихъ. Различныя температуры, при которыхъ прорастали сѣмена (холодная, дождливая, или солнечная, теплая погода и т. д.), различія въ удобреніи грядокъ и т. д., все это крайне затрудняетъ полученіе идеальной однородности условій.

Однако, все-же эти колебанія могутъ быть въ значительной степени ограничены: хотя бы настолько, чтобы избѣжать крайнихъ предѣловъ модификаціи признака. К л е б с у (K l e b s) (205) удалось, напримѣръ, въ одномъ изъ опытовъ надъ цѣлой родней формъ *Sempervivum*, родней, объединяющей въ себѣ формы, отличающіяся другъ отъ друга различнымъ числомъ тычинокъ (3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 и 10), путемъ соотвѣтствующей культуры достигнуть того, что почти вся эта единая родственная группа формъ давала одинаковое число тычинокъ. Именно 90% и даже 98,8% всѣхъ особей имѣли всегда по 5 тычинокъ и только 1,2% имѣли 6 или 4 тычинки.

Насколько трудно, такимъ образомъ, предотвратить разнообразіе въ развитіи признаковъ отдѣльныхъ органовъ особи или разнообразіе индивидовъ извѣстной единой родни формъ, настолько легко путемъ произвольно мѣняемыхъ условій культуры передвинуть ту с р е д н ю ю в е л и ч и н у, у которой колеблются модификаціи индивида или органа. Если мы, напр., выростимъ на хорошей садовой землѣ, при в о з м о ж н о л у ч ш и х ъ условіяхъ культуры, группу (A) растеній изъ той родни формъ, кривая модификацій которой изображена на **рис. 4**, а вторую группу (B) воспитаемъ безъ особенно заботливаго ухода, то найдемъ, что индивиды группы A будутъ имѣть сѣмена въ размѣрѣ большія, такъ что, слѣдовательно, вершина кривой не будетъ уже лежать приблизительно между 45—50 сгр., а между 55—60 сгр. Далѣе, самыя большія сѣмена группы A будутъ замѣтно больше таковыхъ группы B. Результатъ всѣхъ опытовъ подобнаго рода легче всего можно формулировать, говоря, что полученныя статистическимъ путемъ кривыя различныхъ модификацій, обнаруживаемыя различными органами одного индивида или различными индивидами единой родни, ни въ коемъ случаѣ не представляютъ собою чего-либо твердаго, неизмѣняемаго, но зависятъ, какъ по своей формѣ,

такъ и по своимъ относительнымъ цѣнностямъ, отъ внѣшнихъ условій, которыя дѣйствовали на различные органы или на различные индивиды.

Не всегда однако полученная эмпирически модификаціонная кривая соотвѣтствуетъ кривой вѣроятности. Если мы начнемъ получать чисто эмпирически статистическія модификаціонныя кривыя такихъ типовъ, какіе изображены на рисункахъ 3 и 4, то очень часто наши кривыя будутъ весьма мало похожи, или даже совсѣмъ не похожи, на кривую вѣроятности. Примѣръ такого рода кривой даетъ **рис. 7.**, на которомъ изображены различныя модификаціи числа листочковъ околоцвѣтника у *Caltha palustris*, калужницы. Такого результата мы и должны были ожидать, такъ какъ указанное выше соотвѣтствіе кривыхъ возможно лишь только въ томъ случаѣ, когда между „измѣненіями цѣнностей сочетаній условій“ и „измѣненіемъ соотвѣтственной изслѣдуемой особенности“ органа или особи существуетъ далеко идущій параллелизмъ. Слѣдовательно, статистическая кривая величинъ сѣмянъ фасоли только въ томъ случаѣ будетъ совпадать съ кривой вѣроятности, если въ нашемъ схематическомъ примѣрѣ сѣмена, выросшія при особенно благопріятныхъ сочетаніяхъ условій, будутъ увеличены какъ-разъ соотвѣтственно степени улучшенія этихъ условій, сѣмена-же бобовъ, выросшія при болѣе плохихъ сочетаніяхъ, будутъ меньше какъ-разъ соотвѣтственно относительному ухудшенію этихъ условій.

Однако такой параллелизмъ существуетъ далеко не всегда. Мы видѣли, что на величину сѣмянъ фасоли весьма существенно вліяютъ условія питанія: съ улучшеніемъ питанія — сѣмена эти увеличиваются, однако увеличеніе это имѣетъ и свою границу, предѣлъ которой различенъ, въ зависимости отъ рода сѣмянъ. Разъ достигнута максимальная величина сѣмянъ, то всякое дальнѣйшее улучшеніе сочетаній условій уже не вліяетъ на ростъ этой величины. Величина сѣмянъ не увеличивается безгранично. У сѣмянъ нашей фасоли указанная предѣльная граница лежитъ приблизительно при 1,5 гр., слѣдовательно, приблизительно до достиженія этого вѣса, измѣненіе величины сѣмянъ идетъ параллельно улучшенію цѣнностей сочетаній условій, но начиная отсюда, этотъ параллелизмъ прекращается. Такія крайне благопріятныя сочетанія условій, допускающія возрастаніе величины сѣмянъ фасоли до 1,5 гр., встрѣчаются въ природѣ, при такъ называемыхъ „нормальныхъ“ условіяхъ существованія,

крайне рѣдко — почти никогда. Поэтому, въ данномъ случаѣ граница измѣнчивости на практикѣ почти никогда не достигается, сочетанія же условій колеблются лишь **подъ** этой границей, слѣдовательно, тамъ, гдѣ существуетъ еще параллелизмъ. Только поэтому статистическая кривая вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ фасоли даетъ весьма вѣрную картину кривой вѣроятности.

Весьма часто однако бываетъ, что указанныя границы измѣнчивости лежатъ въ предѣлахъ комбинацій условій, встрѣчающихся и въ природѣ.

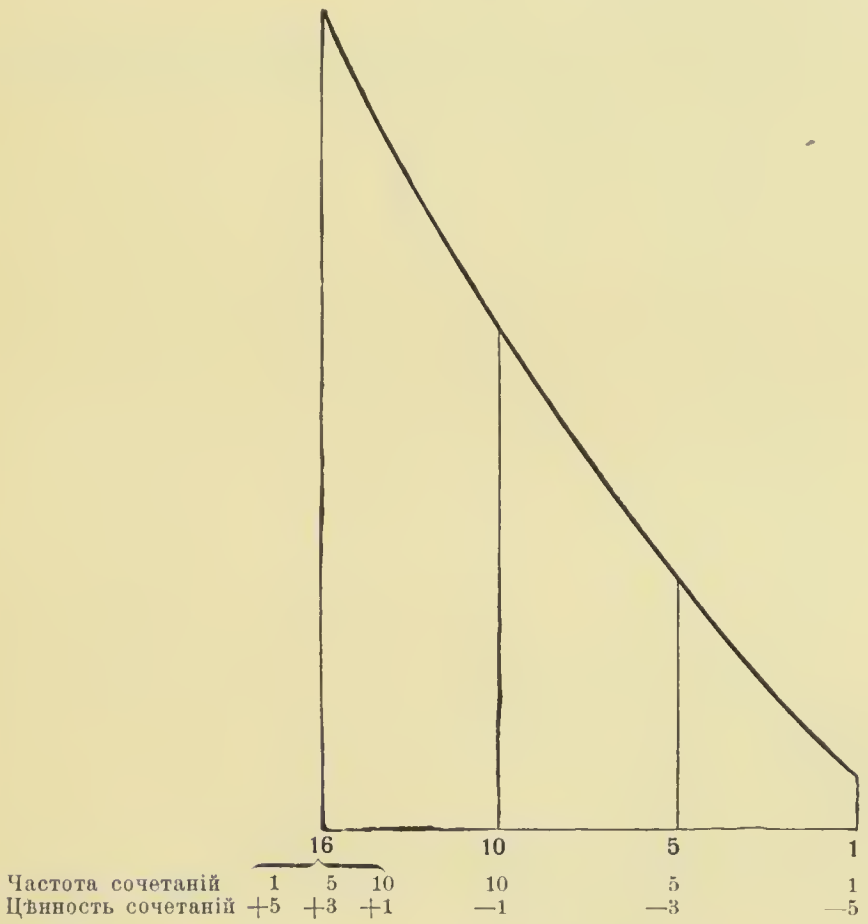


Рис. 6. (376).

Для поясненія сказаннаго мы обратимся опять къ нашей прежней схемѣ. Нами было найдено, что, при условіи выбора изъ многихъ факторовъ небольшого числа ихъ, дѣйствующихъ на величину сѣмянъ фасоли, можно установить слѣдующее: лишь немногія сѣмена развиваются при крайнихъ благопріятныхъ (+ 5), какъ и при крайнихъ неблагопріятныхъ (— 5) сочетаніяхъ; нѣсколько больше число ихъ при сочетаніяхъ болѣе или менѣе приближающихся къ среднимъ, и наконецъ, главная масса — при сочетаніяхъ, въ которыхъ благопріятные и неблагопріятные факторы приблизительно уравновѣшиваютъ другъ друга. Если мы оста-

немся при этомъ примѣрѣ и примемъ, на этотъ разъ, что уже при сочетаніи, цѣнность котораго + 1, достигается верхняя граница измѣнчивости величины сѣмянъ и, что, поэтому, сѣмена, выросшія при сочетаніяхъ + 3 и + 5, уже не будутъ увеличиваться въ вѣсѣ, то въ такомъ случаѣ статистика вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ покажетъ намъ слѣдующее: 16 (10 + 5 + 1) частей всего количества сѣмянъ будутъ имѣть одну опредѣленную величину, 10 частей будутъ на —1 меньше, 5 частей — на —3 меньше и одна часть — на —5 меньше, или-же въ видѣ кривой мы имѣли-бы такую, какая изображена выше на **рис. 6.**

Такого рода односторонніе, или, какъ ихъ называютъ, „половинныя“ кривыя выражаютъ собою явленіе, встрѣчающееся въ

Число лепестковъ	4	5	6	7	8	9	10
Число найденныхъ цвѣтовъ съ даннымъ количествомъ лепестковъ.	0	223	45	6	4	3	0

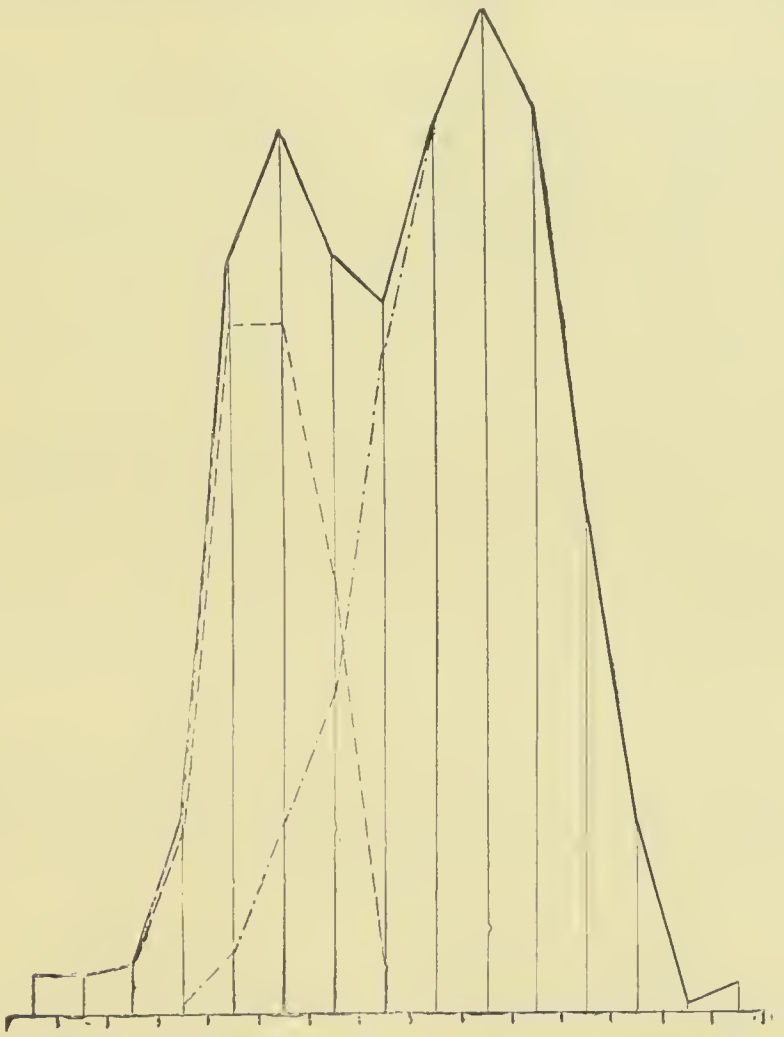
Рис. 7. (377).

Кривая числа листочковъ околоцвѣтника 281-го цвѣтка *Caltha palustris* (калужницы).

природѣ довольно часто. **Рис. 7** даетъ, напр., статистику чиселъ листочковъ околоцвѣтника калужницы *(Caltha palustris).* Здѣсь, какъ показываетъ кривая, нижняя граница измѣнчивости числа цвѣточныхъ лепестковъ лежитъ, очевидно, уже весьма близко къ средней цѣнности сочетаній условій, подобно тому, какъ и въ нашемъ схематическомъ примѣрѣ.

Въ началѣ этой лекціи было упомянуто, что смѣщеніе средней величины цѣнности комбинированныхъ внѣшнихъ условій, а слѣдовательно, и смѣщеніе средней величины модификаціонной кривой, при соотвѣтствующихъ опытахъ съ культурами до извѣстной степени находятся въ нашей власти.

Этотъ немаловажный фактъ влечетъ за собою совершенно особыя послѣдствія. А именно, при опредѣленныхъ методахъ культуры, средняя величина сочетаній условій можетъ лежать какъ-разъ у той цѣнности, которая составляетъ одновременно и границу измѣнчивости изслѣдуемаго признака; при другихъ-же условіяхъ культуры, указанная средняя величина можетъ быть



Вѣсъ въ сгр.	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
Линія **B** (—.—)	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	
Линія **O** (— —)	4	4	5	19	69	69	44	5	—	—	—	—	—	—	—	
Сумма **B + O**	4	4	5	20	75	88	76	71	88	100	90	50	19	1	3	

Рис. 8. (378).

смѣщена такимъ образомъ, что цѣнность сочетанія, у которой лежитъ граница измѣнчивости, будетъ обладать самымъ крайнимъ положеніемъ. Соотвѣтственно этому, можно выбрать для одной и той-же группы расъ (родни) съ одной стороны такія условія культуры, при которыхъ кривая ихъ модификацій будетъ представлять собою типическую половинную кривую, съ другой — такія, при которыхъ модификаціонная кривая довольно точно будетъ совпадать съ кривой вѣроятности.

Помимо этого, извѣстны еще и другія разнаго рода уклоненія модификаціонной кривой отъ кривой вѣроятности. Выяснить въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ, чѣмъ именно обусловлена та или иная форма кривой, разумѣется, далеко не всегда удается, или весьма рѣдко. Тамъ, гдѣ не существуетъ никакого параллелизма между модификаціей и измѣненіемъ цѣнностей сочетаній условій, могутъ, само собою понятно, имѣть мѣсто самыя разнообразныя кривыя.

Изъ числа этихъ кривыхъ мы познакомимся здѣсь ближе только съ однимъ, весьма часто встрѣчающимся типомъ анормальныхъ кривыхъ, а именно, съ дву- и многовершинными кривыми. Если мы, при разсмотрѣніи статистическихъ модификаціонныхъ кривыхъ различныхъ индивидовъ одного и того-же вида животнаго или растенія, встрѣчаемъ двувершинныя кривыя, то прежде всего необходимо самымъ тщательнымъ образомъ испытать, имѣемъ ли мы дѣло съ вполнѣ чистой расой.

Если мы выростимъ на одной и той-же грядкѣ вразсыпную фасоль двухъ различныхъ чистыхъ линій, изъ которыхъ одна даетъ кривую, обозначенную на **рис. 8** такъ: — —, а другая — кривую, обозначенную такъ: — · —, то статистическое опредѣленіе вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ всей грядки дастъ намъ двувершинную кривую, изображенную на **рис. 8.**

Точно также, если изслѣдуемый статистически матеріалъ содержитъ въ своемъ составѣ индивиды, допускающіе дѣленіе ихъ по возрасту на 2 и болѣе класса (напр. стая сельдей), то въ результатѣ можетъ получиться 2 — или многовершинная кривая.

Другая причина появленія многовершинныхъ и другихъ анормальныхъ модификаціонныхъ кривыхъ въ предѣлахъ чистой расы заключается еще въ томъ, что различныя цѣнности сочетаній условій сами по себѣ для различныхъ индивидовъ далеко не всегда соотвѣтствуютъ кривой вѣроятности. Какимъ образомъ такія анормальныя кривыя цѣнностей сочетаній условій могутъ имѣть мѣсто, понять не трудно. Достаточно, напримѣръ, чтобы между различными факторами, вліяющими на признакъ, нашелся одинъ, оказавшій бо́льшее вліяніе на этотъ признакъ, чѣмъ остальные, и уже кривая цѣнностей сочетаній (стр. 15) будетъ многовершинной. Я не стану входить здѣсь въ дальнѣйшія детали. Пользуясь нашей схемой на стр. 15, допустимъ, что отмѣченный тамъ факторъ В настолько выдающейся важности, что онъ влечетъ за собою смѣщеніе цѣнностей сочетаній не только на +1 и на —1, какъ и другіе факторы, а на

+5 и на —5. При этомъ допущеніи мы получимъ уже двувершинную кривую для частоты различныхъ цѣнностей сочетаній условій.

Такого рода двувершинныя модификаціонныя кривыя приводятъ насъ къ особому роду измѣнчивости, которая, на первый взглядъ, очень мало похожа на ту, съ которой до сихъ поръ мы имѣли дѣло. Здѣсь мы сталкиваемся съ такъ называемыми обратимыми группами формъ, образующими генетически единую родню. Для выясненія и этого явленія воспользуемся еще разъ той-же нашей схемой, которой мы уже пользовались неоднократно (стр. 15). Допустимъ, что у насъ имѣется раса фасоли, обнаруживающая слѣдующіе своеобразные предѣлы измѣнчивости: измѣненія въ цѣнностяхъ сочетаній условій отъ —5 до +1, т. е. —5, —3, —1 и +1 остаются совершенно безъ вліянія на величину сѣмянъ, такъ что всѣ сѣмена фасоли, выросшія при этихъ различныхъ сочетаніяхъ, равны между собою по величинѣ; съ другой стороны, всѣ сѣмена, выросшія при сочетаніяхъ условій +3 и +5, оказываются больше остальныхъ. Такимъ образомъ, очевидно, что между сочетаніями +1 и +3 лежитъ какъ-бы поворотный пунктъ для величины сѣмянъ фасоли. Изъ схемы нашей (стр. 15, 16) ясно, что въ этомъ случаѣ $^{26}/_{32}$ сѣмянъ фасоли вырастутъ при сочетаніяхъ: —5, —3, —1, +1; всѣ эти сѣмена должны будутъ имѣть одну опредѣленную величину; тогда какъ $^{6}/_{32}$ сѣмянъ вырастутъ при сочетаніяхъ +3 и +5, они будутъ, слѣдовательно, имѣть уже другую величину. Если-бы названный поворотный пунктъ лежалъ, допустимъ, между —1 и +1, то, согласно схемѣ, $^{16}/_{32}$ имѣли-бы одну опредѣленную величину и $^{16}/_{32}$ другую. Такого рода формы фасоли были-бы обратимыми относительно величины сѣмянъ. Какъ было уже сказано, этотъ примѣръ взятъ нами лишь для удобства, чтобы пользоваться схемой. Въ дѣйствительности мы не знаемъ такихъ видовъ фасоли, которые были-бы обратимыми относительно величины сѣмянъ. Зато мы знаемъ большое число другихъ видовъ, обнаруживающихъ такого рода ограниченное колебаніе въ предѣлахъ двухъ только модификацій. Сюда относятся, напр., расы вида, *Dipsacus silvestris*, отличающіяся способностью развивать стебель то нормальный, то особымъ образомъ скрученный; одинъ экземпляръ этого вида изображенъ на **рис. 9.** Я не стану разсматривать это явленіе съ анатомической стороны; насъ интересуетъ сейчасъ только то обстоятель-

ство, что у многихъ растеній имѣются „родии“, у которыхъ всѣ хорошо питавшіеся индивиды обладаютъ закрученнымъ стеблемъ. Если посѣять сѣмена такихъ расъ въ богато удобренную землю и позаботиться о томъ, чтобы молодыя растенія не находились слишкомъ близко другъ къ другу,

Рис. 9. (379—380). *Dipsacus silvestris.*

Экземпляры обратимой относительно роста стебля родии, имѣющей то нормальный стебель (a), то скрученный (b); по де-Фризу (по de Vries'y).

т. е., чтобы каждый индивидъ получалъ, по возможности, больше свѣта и воздуха, то въ такомъ случаѣ мы получимъ почти исключительно закрученные индивиды. Если-же подвергнуть сѣянцы равномѣрно плохому уходу, напр., посѣять ихъ очень густо и на тощей землѣ, то, при извѣстныхъ условіяхъ, мы не получимъ ни одного закрученнаго экземпляра. Если же

посѣвъ сдѣланъ будетъ обычнымъ образомъ — безъ всякой заботливости объ улучшеніи или ухудшеніи условій, то, естественно, условія для единичныхъ индивидовъ будутъ различны и, соотвѣтственно съ этимъ, получатся частью закрученныя, частью нормальныя особи.

Въ данномъ случаѣ мы имѣемъ уже, слѣдовательно, конкретный примѣръ того, что признакъ, на этотъ разъ форма стебля, появляется только лишь въ двухъ модификаціяхъ, а не въ большомъ числѣ послѣднихъ, какъ то мы наблюдали, напр., относительно вѣсовыхъ величинъ сѣмянъ фасоли. Несмотря на то, что отдѣльные индивиды упомянутаго вида *Dipsacus* выростаютъ при большомъ числѣ самыхъ различныхъ сочетаній условій: немногіе изъ нихъ — при крайне благопріятныхъ или неблагопріятныхъ, а значительное число — при среднихъ цѣнностяхъ сочетаній, — мы не находимъ здѣсь однако соотвѣтственнаго количества различныхъ модификацій, но только двѣ модификаціи. При опредѣленной цѣнности сочетанія факторовъ питанія, или, говоря менѣе научно, при извѣстномъ минимумѣ хорошаго питанія, находится пограничный пунктъ, раздѣляющій эти модификаціи. Всѣ индивиды, выросшіе по одну сторону этой границы, т. е. при болѣе плохомъ питаніи — обладаютъ обычнымъ стеблемъ, всѣ-же, выросшіе по другую сторону той же границы — закрученнымъ стеблемъ.

Намъ извѣстны однако и такія расы, которыя колеблются и являются обратимыми не только въ предѣлахъ двухъ модификацій, но въ предѣлахъ многихъ. Такой способъ колебанія служитъ уже переходомъ къ „колебанію въ предѣлахъ очень многихъ модификацій“, т. е. къ обычному типу измѣнчивости. Изъ этого не трудно усмотрѣть, что колебаніе такъ называемыхъ обратимыхъ расъ единой родни есть не что иное, какъ частный случай измѣнчивости.

Г. де-Фризъ (H. de Vries) (395) предложилъ въ своей теоріи мутацій для подобныхъ обратимыхъ формъ единой родни сначала терминъ — „промежуточныя расы“. Такой расой является, напр., *Trifolium pratense quinquefolium* de Vries, раса, въ позднѣйшее время особенно тщательно изслѣдованная Тайнъ Темсъ (Tine Tammes) (361). Мы не станемъ пользоваться этимъ терминомъ де-Фриза, такъ какъ онъ употреблялъ его также и для расъ, обладающихъ принципіально инымъ характеромъ наслѣдственности, какъ, напр., „полосатыя“ расы садоваго львинаго зѣва (*Antirrhinum majus*), **фиг. 23, табл.** LXXV. и для многихъ пестролистныхъ расъ. Объ этой второй категоріи промежуточныхъ расъ

въ смыслѣ де-Фриза мы будемъ говорить въ лекціи XI. Подробный сводъ литературы на тему — о „промежуточныхъ“ расахъ — имѣется въ работѣ Е. Лемана (E. Lehmann) (217): „О промежуточныхъ расахъ у *Veronica*“.

Рис. 10. (381). *Papaver somniferum polycephalum.*

Цвѣты бѣдные придаточными плодниками по Г. де-Фризу-Клебану (по de Vries'y — Klebahn'y).

Сказаннаго выше достаточно для первой ориентировки въ законахъ измѣнчивости. Въ слѣдующей лекціи мы неоднократно будемъ возвращаться къ изложенному уже нами.

Наблюдая, какъ измѣняются признаки растеній подъ вліяніемъ всевозможныхъ внѣшнихъ факторовъ, мы постоянно замѣчаемъ, что указанное вліяніе извѣстнаго внѣшняго фактора въ

различное время — различно. Весьма наглядно можно прослѣдить это на одной расѣ мака *(Papaver somniferum var. polycephalum)*, отличающейся тѣмъ, что у нея большее или меньшее количество тычинокъ превращено въ плодолистики, „придаточные плодники". Число этихъ придаточныхъ плодниковъ на различныхъ индивидахъ и на различныхъ цвѣтахъ одного и того-же индивида весьма различно. При этомъ легко установить, что на число плодниковъ вліяютъ факторы питанія: хорошо питаемыя растенія обладаютъ многими, плохо питаемыя — немногими придаточными плодниками, или даже лишены ихъ вовсе **(рис. 10)**. Однако изъ факторовъ питанія вліяютъ въ этомъ направленіи на развитіе мака только тѣ, которые дѣйствуютъ на молодыя растенія вполнѣ опредѣленнаго возраста. Такъ напр., Г. де-Фризъ (H. de Vries) (395) имѣлъ возможность наблюдать, что растенія этой расы мака, пользовавшіяся въ извѣстномъ возрастѣ плохимъ уходомъ, напр., терпѣвшія недостатокъ въ водѣ, или подвергшіяся пересадкѣ въ тотъ-же періодъ, образовывали впослѣдствіи лишь простые цвѣты безъ придаточныхъ плодниковъ. То-же самое происходило и въ томъ случаѣ, если они въ дальнѣйшей своей жизни находились при очень благопріятныхъ условіяхъ питанія и соотвѣтственно съ этимъ развивались очень энергично. Наоборотъ, растенія, жившія какъ-разъ въ указанный „критическій періодъ" при особенно благопріятныхъ условіяхъ, образовывали цвѣты очень богатые придаточными плодниками **(рис. 11)**, даже въ томъ случаѣ, если позже они находились при очень неблагопріятныхъ условіяхъ.

Не трудно понять, отъ чего зависитъ столь сильное вліяніе условій питанія въ извѣстный критическій періодъ. Какъ-разъ въ этотъ періодъ происходитъ дифференцировка тканей въ точкахъ роста, образованіе зачатковъ и дифференцировка цвѣтковъ. Въ теченіе слѣдующихъ, какихъ-либо 14 дней всѣ части цвѣтка уже будутъ дифференцированы и ихъ послѣдующее развитіе будетъ, слѣдовательно, фиксировано. Также точно и въ другихъ случаяхъ очень часто можетъ быть найденъ опредѣленный критическій періодъ для извѣстнаго вліянія внѣшняго фактора на развитіе даннаго признака растенія. Напр., у *Primula sinensis* критическій періодъ для опредѣленія окраски цвѣтовъ въ цвѣточныхъ почкахъ совпадаетъ съ той стадіей развитія почки, въ которой послѣдняя находится дней за 5—8 до своего распусканія. У бабочекъ критическій періодъ вліянія температуры на окраску крыльевъ оканчивается въ извѣстный моментъ развитія ея еще въ стадіи куколки. Подобные примѣры могутъ быть увеличены произвольно.

Мы видѣли, что у мака критическій періодъ для числа придаточныхъ плодниковъ совпадаетъ съ тѣмъ временемъ, когда соотвѣтственный цвѣтокъ дифференцируется въ точкѣ роста. Такъ какъ, однако, на одномъ и томъ-же индивидѣ послѣдовательно одинъ за другимъ, то есть въ различное время, развивается большое количество цвѣтковъ, то отсюда слѣдуетъ, что въ критическіе періоды различныхъ цвѣтковъ одного и того-же индивида внѣшніе факторы могутъ дѣйствовать совершенно различно, а потому ясно, что на одномъ и томъ-же индивидѣ могутъ находиться цвѣты съ различнымъ числомъ плодниковъ. Это и на-

Рис. 11. (382). *Papaver somniferum polycephalum.*

Цвѣты богатые придаточными плодниками, по де-Фризу — Клебану (по de-Vries'y — Klebahn'y).

блюдается въ дѣйствительности. У животныхъ съ ихъ предѣльнымъ индивидуальнымъ развитіемъ, въ общемъ, не возможны случаи такого рода, чтобы отдѣльныя части животнаго модифицировались различно, а животныя, размножающіяся отпрысками и почкованіемъ, не были съ этой стороны изслѣдованы. У растеній-же, съ ихъ въ большинствѣ случаевъ неограниченнымъ, индивидуальнымъ ростомъ, наоборотъ — очень рѣдки модификаціи, касающіяся цѣлаго индивида. Самое понятіе — индивидъ — совершенно невозможно вполнѣ примѣнить къ большинству растеній, вслѣдствіе присущаго имъ произвольнаго вегетативнаго

размноженія, или всегда возможнаго искусственнаго дѣленія и размноженія ихъ посредствомъ черенковъ. Указанный критическій періодъ для вліянія извѣстнаго внѣшняго фактора на опредѣленное проявленіе даннаго признака растенія можетъ совпадать иногда съ весьма ранними, совершенно неожиданными стадіями развитія. Прекрасный примѣръ подобнаго рода сообщаетъ Нордгаузенъ (Nordhausen) (267) изъ своихъ наблюденій. Давно уже извѣстно, что листья одного и того-же дерева обладаютъ совершенно различнымъ анатомическимъ строеніемъ въ зависимости отъ того, сидятъ-ли они на сильно затѣненной вѣткѣ, напр., внутри древесной кроны, или-же на вѣткѣ, хорошо освѣщенной. Свѣтовые листья бука, напр., имѣютъ два слоя палисадныхъ клѣтокъ, тогда какъ тѣневые только одинъ.

Критическій періодъ для опредѣленія строенія листа, т. е. для опредѣленія того, будетъ ли въ результатѣ листъ тѣневой или свѣтовой, — совпадаетъ здѣсь, какъ оказывается, съ очень ранней стадіей, именно когда листья находятся еще въ закрытыхъ почкахъ, образовавшихся лѣтомъ для листьевъ слѣдующаго года, которыя распустятся, слѣдовательно, слѣдующею весною. Вѣтка, хорошо освѣщенная лѣтомъ 1910-го года, дастъ, такимъ образомъ, въ 1911-мъ году листья со строеніемъ свѣтовыхъ листьевъ даже въ томъ случаѣ, если эту вѣтку держать послѣ совершенно въ тѣни. Наоборотъ, вѣтка, бывшая въ тѣни лѣтомъ 1910-го года, дастъ въ 1911-мъ году тѣневые листья, даже при условіи возможно лучшаго освѣщенія ея впослѣдствіи. Дѣло въ томъ, что листья для слѣдующаго года уже въ почкахъ формируются до извѣстной стадіи развитія и, очевидно, анатомическое строеніе ихъ въ этой стадіи развитія уже достаточно фиксировано.

Остается не выясненнымъ, однако, какіе именно факторы въ данномъ примѣрѣ служатъ причиной столь широкой модификаціи. Свѣтъ, конечно, оказываетъ свое вліяніе, но оно не является непосредственнымъ. Можно думать, полагаетъ Маттузе (Matthuse) (238) на основаніи своихъ наблюденій, что очень молодые листья, въ распоряженіи которыхъ находится обильное количество ассимилянтовъ, главнымъ образомъ сахара, получаютъ строеніе свѣтовыхъ листьевъ. Листья-же, голодавшіе въ первыхъ стадіяхъ развитія, получаютъ строеніе тѣневыхъ листьевъ.

Если, какъ въ данномъ случаѣ, критическій періодъ для дѣйствія какого-либо внѣшняго вліянія падаетъ на очень ранніе стадіи развитія индивида или его органа, и въ особенности, если, какъ въ данномъ-же случаѣ, дѣйствіе этого вліянія

обнаруживается лишь $^{3}/_{4}$ года спустя, то, взвѣсивъ эти факты, легко можно прійти къ мысли, что здѣсь мы имѣемъ какъ-бы нѣчто подобное явленію наслѣдственности. Возможно, что многіе случаи кажущейся наслѣдуемости модификацій, основываются именно на такого рода процессахъ.

Лекція III.

Наслѣдуемость модификацій. — „Чистыя линіи“ Іоганнсена (Johannsen'a). — Опыты Іеннингса (Jennings'a), Тоуера (Tower'a) и др. — Послѣдѣйствія и кажущаяся наслѣдуемость модификацій.

Важнѣйшимъ результатомъ изъ предъидущаго является твердое установленіе того положенія, которое выяснено нами уже въ 1-ой лекціи, а именно: „лишь специфическій характеръ и способъ реагированія на внѣшнія условія наслѣдуются видомъ и характеризуютъ его, тогда какъ видимые внѣшніе признаки, какъ таковые, не наслѣдуются. То, что мы воспринимаемъ нашими чувствами, какъ внѣшній признакъ индивида, есть лишь результатъ реагированія вида на то случайное сочетаніе внѣшнихъ условій, при которомъ онъ развивался. Въ зависимости отъ того различнаго сочетанія условій, при которомъ выросли индивидъ или его части, различно модифицируется онъ, какъ цѣлое, или только извѣстная часть его. Слѣдовательно, отдѣльные индивиды какого-либо вида и отдѣльные органы его могутъ являться намъ въ совершенно различныхъ модификаціяхъ“. Это положеніе должно быть принято нами въ качествѣ предпосылки къ изложенію наслѣдуемости модификацій, къ чему мы должны перейти дальше. При этомъ слѣдуетъ упомянуть, что, касаясь этого вопроса, мы вступаемъ въ ту область, куда неясная постановка вопросовъ съ одной стороны, а съ другой, слишкомъ мало научно анализированный фактическій матеріалъ, положенный въ основу работъ, внесли большой сумбуръ. Выясненіе этого вопроса Іоганнсеномъ (Johannsen'омъ) (189, 192) должно быть поставлено ему, поэтому, въ одну изъ величайшихъ заслугъ.

Идя въ нашемъ изложеніи историческимъ путемъ, мы остановимся сначала на томъ, какъ экспериментировали до Іоганнсена (Johannsen'a), какимъ путемъ приходили къ своимъ выводамъ и въ чемъ заключалась ошибочность этихъ выводовъ. Разберемъ здѣсь одинъ экспериментъ въ томъ видѣ, какъ его обычно проводили. Допустимъ, что мы имѣемъ участокъ сада,

засѣянный сѣменами фасоли, извѣстной намъ, какъ какой-либо опредѣленный сортъ ея, допустимъ, сортъ „Принцесса“. Съ этого участка мы собираемъ значительное количество сѣмянъ, напр., 2612 штукъ и эмпирически опредѣляемъ кривую варіацій. При этомъ могутъ быть получены, напр., слѣдующія числа:

Вѣсовыя величины сѣмянъ въ сгр.	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
Число сѣмянъ съ соотвѣтствен. вѣсомъ	4	27	65	179	364	587	533	418	260	132	52	24	9	2	

Сравнивая ряды чиселъ, мы видимъ, что вѣсъ самыхъ маленькихъ сѣмянъ колеблется между 20 и 25 сгр., а самыхъ большихъ — между 85 и 90 сгр. Вершина кривой вѣроятности совпадаетъ съ вѣсовыми величинами 45—50 сгр.

Если мы теперь выберемъ одно изъ большихъ сѣмянъ, которое обозначимъ X, допустимъ, что оно нѣсколько болѣе **85** сгр. и одно изъ маленькихъ, которое обозначимъ Y, вѣсомъ въ **20—25** сгр. и примѣнимъ эти сѣмена для дальнѣйшей культуры, то найдемъ слѣдующее: сѣмена растенія, выросшаго изъ сѣмени X, и соотвѣтственно изъ сѣмени Y, будутъ совершенно различны по величинѣ. Сѣмя X дастъ потомство, варіирующее по вѣсу между **40** и **90** сгр. съ вершиной кривой при **60 – 65** сгр., тогда какъ сѣмя Y дастъ потомство, варіирующее между **20** и **65** сгр. съ вершиной кривой при **45—50** сгр., т. е. слѣдовательно: потомки большого сѣмени больше, чѣмъ потомки маленькаго. При этомъ однако средняя величина потомковъ большого сѣмени меньше самого большого сѣмени X, но съ другой стороны — средняя величина потомковъ маленькаго сѣмени Y больше самого исходнаго маленькаго сѣмени Y. Явленіе, когда средняя величина потомства подобныхъ указаннымъ крайнихъ варіантовъ нѣсколько приближается къ средней величинѣ исходнаго сорта, называютъ Гальтоновской регрессіей.

Только что изложенный фактъ, наблюдаемый въ дѣйствительности, получалъ, однако, совершенно неправильное толкованіе и изъ него дѣлали совершенно ложный выводъ. Вотъ этотъ выводъ съ буквальной точностью: „величина сѣмянъ исходнаго сорта варіируетъ подъ вліяніемъ различныхъ внѣшнихъ условій, согласно вполнѣ характерной кривой. Селекція крайнихъ варіантовъ производитъ смѣщеніе средней величины въ направленіи выбраннаго варіанта. Эти варіаціи наслѣдуются, а потому селекціей большихъ сѣмянъ можно увеличить послѣдовательно среднюю величину сѣмянъ опредѣленной расы“. Выводъ этотъ совершенно ложный. Іогансену (Johannsen'y)(189) обязаны мы указаніями

на то, въ чемъ заключается здѣсь ошибка. Произведемъ тотъ-же опытъ нѣсколько иначе. Будемъ исходить въ нашемъ опытѣ отъ одного единственнаго сѣмени, а не отъ массы сѣмянъ, какъ раньше. Выросшая изъ единственнаго сѣмени фасоль дастъ намъ уже нѣсколько сотенъ сѣмянъ (фасоль подвержена самоопыленію, перекрестное опыленіе при помощи насѣкомыхъ встрѣчается лишь какъ рѣдкое исключеніе). Эти сѣмена мы высѣемъ уже всѣ и, такимъ образомъ, получимъ большое количество ихъ. Всѣ они, однако, являются потомками одного единственнаго сѣмени. При статистическомъ изслѣдованіи этихъ сѣмянъ мы получимъ опять такн совершенно типическую кривую ихъ величинъ, напр., кривую типа **рис. 3** (стр. 17). Если мы теперь выберемъ изъ этихъ сѣмянъ одно крайне большое, напр., въ 60—65 сгр., и другое крайне маленькое, напр., въ 20—25 сгр., и выростимъ изъ этихъ сѣмянъ 2 растенія фасоли при такихъ-же условіяхъ, при какихъ воспитывались растенія-родители, то получимъ слѣдующее: урожай сѣмянъ, полученный съ фасоли, выращенной изъ большого сѣмени, обнаружитъ точь-въ-точь одинаковую кривую съ кривою урожая полученнаго съ растенія, выращеннаго изъ маленькаго сѣмени. Такимъ образомъ, если мы произведемъ подобный селекціонный опытъ съ сѣменами, изъ которыхъ всѣ являются потомками одного единственнаго сѣмени, т. е. представляютъ собою, согласно научной терминологіи, **„чистую линію“**[1]), то селекція большихъ или маленькихъ сѣмянъ не дастъ никакого результата. Этимъ путемъ не достигается смѣщеніе средней величины даже въ томъ случаѣ, когда селекціонные опыты, имѣющіе цѣлью полученіе крупныхъ и мелкихъ сѣмянъ, продолжаются въ теченіе многихъ поколѣній.

Откуда-же происходитъ это различіе результатовъ въ зависимости отъ того, имѣемъ-ли мы дѣло съ чистыми линіями или-же съ любымъ даннымъ сортомъ?

На этотъ вопросъ далъ отвѣтъ Іоганнсенъ (Johannsen) (189). Разгадка этого явленія въ томъ, что извѣстный сортъ фасоли, кажущійся съ перваго взгляда совершенно чистымъ въ систематическомъ отношеніи, напр., бурая фасоль „Принцесса“, на самомъ дѣлѣ часто представляетъ собою массу многочисленныхъ и различныхъ чистыхъ линій, изъ которыхъ каждая обладаетъ нѣсколько иной кривой.

[1]) Если, конечно, исходное сѣмя не было гибриднаго происхожденія. Ред.

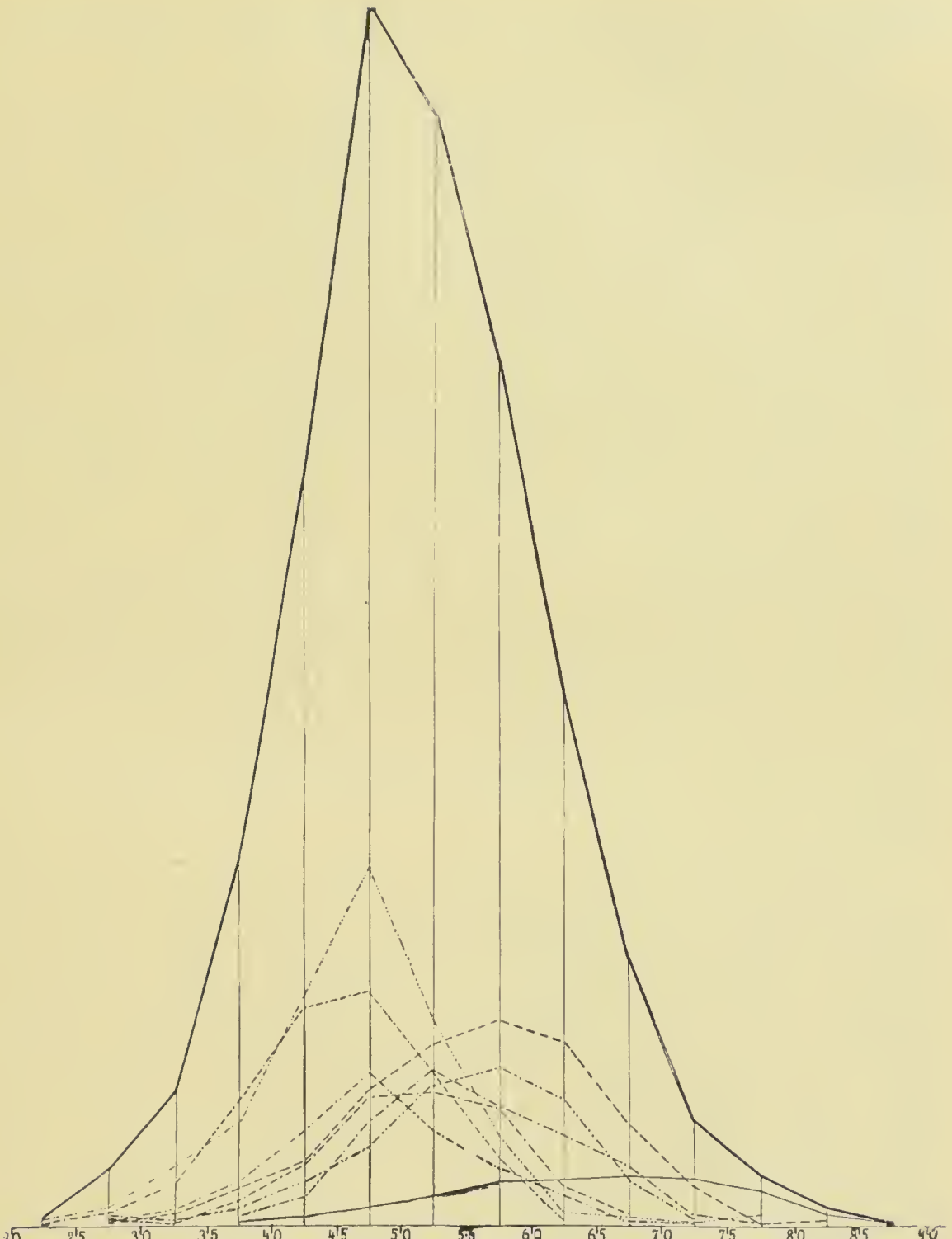
Если мы возьмемъ любое количество сѣмянъ фасоли, допустимъ бурыхъ изъ сорта „Принцесса", купленныхъ у сѣмяноторговца, и посадимъ каждое изъ нихъ особо, затѣмъ соберемъ сѣмена отъ каждаго выросшаго растенія отдѣльно, то почти каждое растеніе дастъ намъ урожай съ иной кривой, чѣмъ у остальныхъ. Такимъ образомъ, получится большое количество чистыхъ линій, изъ которыхъ каждая дастъ характерную для себя кривую. Іоганнсенъ (Johannsen) выдѣлилъ и тщательно изслѣдовалъ большое число такого рода чистыхъ линій. Кривыя различныхъ такихъ линій, обозначенныя каждая въ отдѣльности буквами отъ А—Н — изображены на **рис. 12** (стр. 39).

Произведемъ теперь еще слѣдующій опытъ. Смѣшаемъ въ одномъ мѣшкѣ всѣ сѣмена указанныхъ различныхъ линій, т. е. всѣ сѣмена линій А, В и т. д. Этимъ путемъ мы получимъ опять искусственно, „синтетически", смѣшанную популяцію — то, что называютъ сортъ фасоли; затѣмъ изслѣдуемъ этотъ сортъ статистически. Результатъ такого изслѣдованія представленъ на **рис. 12.** Этотъ искусственный сортъ дастъ также совершенно нормальную кривую, но эта кривая въ дѣйствительности, какъ мы знаемъ, представляетъ собою суммарную кривую отдѣльныхъ кривыхъ различныхъ взятыхъ нами линій, хотя на взглядъ это незамѣтно. Что-же мы получимъ, если изъ этого искусственнаго сорта возьмемъ одно большое сѣмя, напр., въ 85—90 сгр. и поведемъ его культуру дальше? Отвѣтъ даетъ намъ взглядъ, брошенный на **рис. 12:** всѣ сѣмена съ вѣсомъ 85—90 сгр. принадлежатъ только линіи А.

Разъ мы взяли сѣмя этого вѣса, то тѣмъ самымъ безсознательно выдѣлили чистую линію А и потомство выбраннаго сѣмени, конечно, будетъ давать кривую этой линіи А.

Отсюда слѣдуетъ, что, если селекція извѣстнаго сорта, извѣстной смѣси систематическихъ единицъ, имѣетъ успѣхъ, т. е. производитъ смѣщеніе средней величины въ направленіи селекцируемыхъ варіантовъ, то это происходитъ лишь потому, что мы, выдѣливъ случайно одинъ индивидъ, безсознательно выдѣлили чистую **линію** изъ сорта, представлявшаго собою смѣсь многихъ линій; при этомъ средняя величина и форма кривой выдѣленной линіи могутъ сильно отличаться отъ таковыхъ исходнаго сорта. Лишь только однако чистая линія выдѣлена — дальнѣйшая селекція не даетъ уже никакихъ положительныхъ результатовъ.

Такимъ образомъ, дѣлаемый нѣкоторыми выводъ, что моди-



ъ въ стр. зая всѣхъ нт.даннаго а сѣмянъ	2'0	2'5	3'0	3'5	4'0	4'5	5'0	5'5	6'0	6'5	7'0	7'5	8'0	8'5	9'0
	4	27	65	179	364	587	533	418	260	132	52	24	9	2	
Линія A	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	
Линія B	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—	
Линія C	—	—	—	5	14	50	76	58	44	29	5	1	—	—	
Линія D	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—	
Линія E	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	
Линія F	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—	
Линія G	3	9	28	51	111	174	101	44	6	—	1	5	—	—	
Линія H	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—	

Рис. 12. (383).

фикаціи возможно закрѣплять селекцированіемъ, что модификаціи наслѣдуются, не вѣрень.

Слѣдуетъ помнить, что до классическихъ опытовъ Іоганнсена (Johannsen'a) существовало лишь очень смутное представленіе о томъ, насколько сложны тѣ величины, которыя называли и „подвидами", и „расами". Относительно понятія „видъ" — уже послѣ изслѣдованія Жордана (Jordan'a) (193) надъ *Draba verna* (весенняя крупка) — достаточно выяснилось, что это понятіе очень часто является собирательнымъ, что видъ вмѣщаетъ въ себѣ цѣлый рядъ элементарныхъ видовъ. У *Draba verna*, напримѣръ, различаютъ сотни ясно разграничиваемыхъ расъ. Однако тогда никто еще не думалъ, что эти маленькіе „элементарные виды" въ свою очередь состоятъ изъ еще болѣе мелкихъ единицъ, уже трудно различимыхъ морфологически, но тѣмъ не менѣе наслѣдующихъ свои различія. Такъ, мы знаемъ теперь, что „линнеевскій видъ", напр., *Phaseolus vulgaris*, фасоль, на самомъ дѣлѣ есть только собирательное имя для нѣсколькихъ сотенъ расъ, легко различимыхъ морфологически даже на глазъ, хорошо извѣстныхъ садовникамъ, дающимъ имъ особыя названія, какъ-то: „фасоль Принцесса", „Восковая фасоль" „Черный негръ" и т. д. Мы знаемъ, кромѣ того, что эти расы въ свою очередь составлены изъ очень большого количества отдѣльныхъ линій.

Составъ расы изъ нѣсколькихъ линій могъ быть установленъ, конечно, только путемъ тщательныхъ опытовъ надъ наслѣдственностью признаковъ, такъ какъ внѣшніе, видимые признаки различныхъ линій извѣстной расы „флюктуируютъ трансгредируя". То, что понимается подъ этимъ, легко уяснить себѣ съ помощью **рис. 12.** Характернымъ для изображенной тамъ линіи А является то, что, при извѣстныхъ условіяхъ культуры, самыя маленькія ея сѣмена вѣсятъ приблизительно 35—40 сгр., а самыя большія — приблизительно 85—90 сгр., тогда какъ средній вѣсъ сѣмянъ составляетъ приблизительно 60—75 сгр. Для линіи-же Н характерно то, что у нея при тѣхъ-же одинаковыхъ условіяхъ культуры самыя маленькія сѣмена вѣсятъ 20—25 сгр., самыя большія — 60—65 сгр., тогда какъ средній вѣсъ составляетъ — 40—50 сгр. Такимъ образомъ, объ модификаціонныя кривыя налагаются или заходятъ одна на другую, „трансгредируютъ". Отсюда, конечно, слѣдуетъ, что при смѣшиваніи сѣмянъ этихъ двухъ линій ихъ невозможно вполнѣ различить. Сѣмена, вѣсящія отъ 35 сгр. до 65 сгр. съ тѣмъ-же правомъ могутъ быть отнесены, какъ къ линіи Н, такъ и къ линіи А.

Опредѣлить просто принадлежность данпаго сѣмени къ той или другой линіи — невозможно, для этого необходимы опыты надъ наслѣдственностью указаннаго признака.

То, что было продемонстрировано здѣсь для величины сѣмянъ, вполнѣ приложимо и къ каждому другому, внѣшнему признаку. Напр., извѣстна цѣлая масса окрашенныхъ въ болѣе или менѣе темно-красный цвѣтъ рась раньше уже упомянутаго первоцвѣта, *Primula sinensis*. У каждой расы красная окраска сильно модифицируется внѣшними вліяніями. Поэтому, блѣдно-красно цвѣтущій индивидъ опредѣленной интенсивности окраски, взятый изъ большой грядки, можетъ быть, какъ болѣе потемнѣвшимъ (подъ вліяніемъ извѣстнаго сочетанія условій) индивидомъ линіи, цвѣтущей въ среднемъ гораздо свѣтлѣе, такъ и наоборотъ — индивидомъ линіи, въ среднемъ болѣе темно окрашенной, но поблѣднѣвшимъ подъ вліяніемъ опредѣленныхъ условій. Такимъ образомъ, не только вѣсъ, но почти всѣ внѣшніе признаки малѣйшихъ элементарныхъ систематическихъ единицъ могутъ измѣняться трансгредируя. Съ этимъ слѣдуетъ всегда считаться.

Совершенно аналогичныя изслѣдованія надъ животными въ самое послѣднее время съ большимъ искусствомъ были произведены Геннингсомъ (Jennings'омъ), Тауеромъ (Tower'омъ), Волтерекомъ (Woltereck'омъ) и др. Остановимся нѣсколько лишь на опытахъ Геннингса (Jennings'a). Онъ работалъ съ *Paramaecium*, инфузоріей, которая встрѣчается въ большомъ количествѣ во всякой грязной водѣ и легко можетъ быть культивируема даже въ небольшихъ стеклянныхъ сосудахъ. Ему удалось опытами показать, что и здѣсь возможно изолировать изъ извѣстной, на взглядъ однородной массы особей, или какъ относительно растеній мы выражались изъ извѣстнаго сорта, одну обособленную чистую линію, если изолировать одинъ индивидъ и заставить его размножаться безполымъ путемъ. И въ этихъ чистыхъ линіяхъ обнаруживаются сильныя индивидуальныя уклоненія, напр., въ величинѣ, совершенно аналогично уклоненіямъ въ чистыхъ линіяхъ сѣмянъ фасоли. Селекція большихъ или маленькихъ индивидовъ изъ такой обособленной чистой линіи также остается и здѣсь безрезультатной, и здѣсь модификаціи не наслѣдуются.

Наоборотъ, селекція, исходящая изъ неселекцированной породы даетъ тотъ-же результатъ, какъ и опыты съ фасолью. Дѣло въ томъ, что и здѣсь ненамѣренно всегда вмѣстѣ съ селекціей

изъ данной массы индивидовъ будетъ производиться разъединеніе линій и изоляція ихъ.

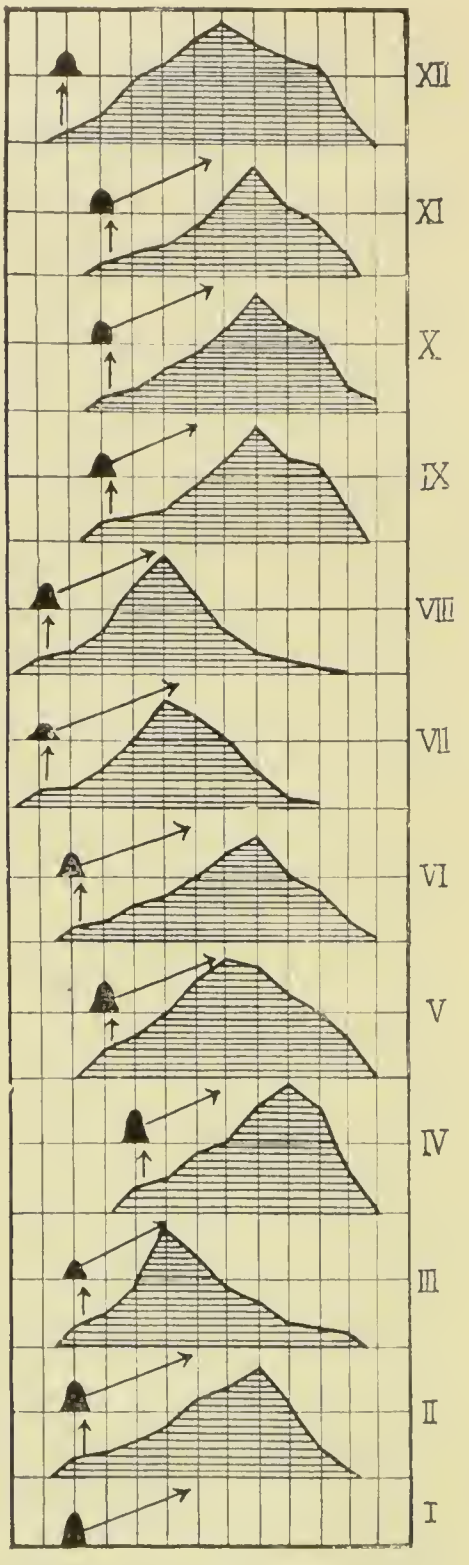


Рис. 13. (384), по Тоуеру (по Tower'y).

Рис. 13. Селекціонный опытъ съ модификаціями колорадскаго жука (*Leptinotarsa decemlineata*).

Путемъ опыта старались увеличить оба среднихъ черныхъ пятна на передней спинной пластинкѣ (pronotum), очень подверженной модифицированію. Увеличенія пятенъ старались достигнуть селекціей жуковъ съ крайне большими пятнами. Въ зависимости отъ величины пятенъ изслѣдуемыя особи были распредѣлены на 13 цвѣтовыхъ классовъ. Пара (самецъ и самка) жуковъ изъ цвѣтового класса 3 дала поколѣніе II, обнаружившее совершенно типическую модификаціонную кривую величины пятенъ. Изъ этого поколѣнія опять выбрали пару жуковъ изъ цвѣтового класса 3 и такимъ образомъ получилось поколѣніе III и т. д. Селекція паръ съ большими пятнами, проведенная даже до XII поколѣнія, не дала однако никакого измѣненія средней величины пятенъ.

Весьма поучительны также продолжительные, селекціонные опыты надъ колорадскимъ жукомъ, *Leptinotarsa decemlineata* (**таб. LXXX, фиг. 6**), произведенные въ широкомъ масштабѣ Тоуэромъ (To-

wer'омъ) (368). Окраска этихъ жуковъ измѣняется въ довольно широкихъ предѣлахъ и, при изслѣдованіи большого количества жуковъ, обычная картина этой окраски такова: немногіе жуки модифицированы въ окраскѣ крайне темно или крайне свѣтло, большóе-же число ихъ имѣетъ среднюю интенсивность окраски.

Если мы будемъ различать при этомъ, допустимъ, 15 градацій окраски и соотвѣтственно этому распредѣлимъ нашихъ жуковъ на 15 классовъ такъ, чтобы совершенно темные жуки представляли высшій 15-й классъ, а самые свѣтлые — 1-й классъ, то окажется, что классы 1 и 15 будутъ представлены только единичными особями, классы 2 и 4 уже бóльшимъ количествомъ и т. д. послѣдовательно по кривой вѣроятности до класса 7, образующаго вершину кривой. Если выбрать теперь изъ подобной группы опредѣленную пару, модифицированную въ сторону темной окраски, напр., изъ класса 3, то потомство этой пары обнаружитъ снова совершенно ту-же кривую модификацій окраски, какъ и исходное поколѣніе. Такой опытъ можно продолжить, какъ показываетъ **рис. 13**, на протяженіи 12 поколѣній, причемъ селекція модификацій нисколько не измѣнитъ характера данной родни.

Повидимому, данныя другихъ зоологовъ и ботаниковъ стоятъ въ противорѣчіи съ конечными результатами опытовъ Іогансена (Johannsen'a), Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle) (263, 265) и многочисленныхъ другихъ ученыхъ, какъ то Іеннингса (Jennings'a), Тоуера (Tower'a) и Пэрля (Pearl'я) (271). А именно, они противорѣчатъ тѣмъ опытамъ, которые какъ бы показываютъ наслѣдственность подобныхъ модификацій.

Случаи, дающіе поводъ съ перваго взгляда допускать наслѣдственность модификацій, можетъ наблюдать каждый, начинающій самъ такого рода опыты надъ какимъ-либо объектомъ. И у сѣмянъ фасоли можно найти нѣчто подобное. Если выбрать, напр., изъ чистой линіи одно крайне большое и хорошо питавшееся сѣмя, а другое крайне маленькое, плохо питавшееся, и воспитывать выросшія изъ нихъ растенія при одинаковыхъ условіяхъ, то оказывается, что изъ большóго сѣмени вырастетъ болѣе сильное растеніе, а изъ маленькаго — болѣе слабое. Различіе между обоими растеніями исчезаетъ при этомъ очень медленно или даже вовсе не утрачивается: оно сказывается даже на сѣменахъ, слѣдовательно, даже на ближайшемъ поколѣніи. Растеніе, выросшее изъ большóго

сѣмени, дастъ сѣмена въ среднемъ нѣсколько бо́льшія, чѣмъ растеніе, выросшее изъ маленькаго сѣмени. Если-же продолжить этотъ опытъ еще на одно поколѣніе, то, конечно, не будетъ уже замѣтно никакого различія между обоими рядами растеній, подвергнутыхъ опыту. Слѣдовательно, сразу можно, пожалуй, подумать, что, повидимому, подобная модификація все-же наслѣдуется на протяженіи одного поколѣнія! Такой выводъ, однако, совершенно не допустимъ. Не модификація здѣсь наслѣдуется, но просто данное растеніе, выросшее изъ маленькаго сѣмени, въ зародышевомъ состояніи весьма плохо питалось, вслѣдствіе небольшого количества запасныхъ веществъ, полученныхъ имъ отъ материнскаго растенія, благодаря чему оно развивалось при болѣе плохихъ условіяхъ существованія, чѣмъ растеніе, выросшее изъ большого сѣмени, а не при одинаковыхъ условіяхъ, какъ это принималось раньше. Такимъ образомъ, тѣ-же условія, которыя модифицировали материнскій индивидъ въ данномъ направленіи, дѣйствовали въ сущности еще и на его потомство. Но это, конечно, ни въ коемъ случаѣ не наслѣдственность.

Вообще, насъ не должно удивлять, что внѣшнія вліянія, которыя модифицировали индивидъ, тѣмъ или другимъ способомъ косвенно болѣе или менѣе модифицируютъ еще и слѣдующее поколѣніе; однако съ наслѣдственностью это явленіе не имѣетъ ничего общаго.

У очень многихъ животныхъ подобное послѣдѣйствіе модификацій родителей на слѣдующее поколѣніе встрѣчается, повидимому, очень часто и во многихъ случаяхъ оно рѣзко бросается въ глаза. Это, конечно, находится въ связи съ тѣмъ, что у всѣхъ живородящихъ животныхъ эмбріоны проводятъ въ тѣлѣ матери весьма существенный періодъ ихъ развитія и притомъ какъ-разъ тотъ, въ который они въ особенности сильно подвержены модифицированію. Кромѣ того, и у большинства неживородящихъ животныхъ ихъ яйца ко времени кладки, какъ-бы „забѣгая впередъ“, гораздо далѣе уходятъ въ своемъ развитіи, чѣмъ, напр., яйцеклѣтки высшихъ растеній ко времени ихъ оплодотворенія. Яйца животныхъ проходятъ уже до оплодотворенія цѣлый рядъ процессовъ развитія, и въ протоплазмѣ ихъ уже тогда оказываются сформированными опредѣленныя „органообразующія субстанціи“ (Rabl) (293) и „области“. Поэтому, хотя яйца и откладываются какъ таковыя, и эмбріональное развитіе ихъ протекаетъ внѣ животнаго-матери, тѣмъ не менѣе все созрѣваніе и формировка ихъ, — процессы весьма важные для дальнѣйшаго эмбріональнаго развитія высокоорганизованныхъ яицъ, — проте-

каютъ цѣликомъ еще въ тѣлѣ матери, слѣдовательно, при условіяхъ тѣхъ крайнихъ внѣшнихъ вліяній, которыя были причиною модифицированія самой матери. Вполнѣ понятно въ такихъ случаяхъ, что внѣшнія условія, модифицировавшія материнскія особи, оказываютъ вліяніе и на ихъ дѣтей.

Съ этой именно точки зрѣнія нужно понимать, напр., наблюденія, полученныя Сѣммеромъ (Summer'омъ) (359) при опытахъ съ модифицированіемъ мышей.

Какъ раньше было уже указано, на длину хвоста мышей въ числѣ другихъ факторовъ оказываетъ вліяніе и внѣшняя температура. Соммеръ (Summer) (359) нашелъ слѣдующее: если большое количество мышей воспитывать при средней температурѣ въ 21° С., а часть такихъ-же особей въ среднемъ при 5° С., то при этомъ условіи, мыши, воспитанныя при высокой температурѣ, не считая остальныхъ различій, обладаютъ, напр., немного болѣе длиннымъ хвостомъ (въ максимумѣ на 30%), чѣмъ мыши, воспитанныя при низкой температурѣ. Далѣе, потомки какъ первыхъ, такъ и вторыхъ мышей, воспитывались при совершенно одинаковыхъ внѣшнихъ условіяхъ; при этомъ оказалось, что все-же потомки первыхъ обладали въ среднемъ немного болѣе длиннымъ хвостомъ, чѣмъ потомки вторыхъ, воспитанныхъ при тѣхъ-же условіяхъ.

Беременныя самки, какъ первыхъ, такъ и вторыхъ мышей, держались при этомъ въ теплѣ (или соотв. въ холодѣ) до того времени, когда до рожденія слѣдующаго поколѣнія оставалось лишь нѣсколько дней. Слѣдовательно, это поколѣніе въ тѣлѣ матери находилось во время эмбріональнаго своего развитія еще подъ вліяніемъ тѣхъ же условій, которыя модифицировали родительскую генерацію.

Въ данномъ случаѣ можно было-бы, пожалуй, возразить, что о прямомъ модифицированіи (путемъ температуры) слѣдующаго поколѣнія, находящагося въ утробѣ матери, не можетъ быть и рѣчи, такъ какъ мышь есть животное теплокровное, обладающее независимой отъ внѣшней температуры теплотой. Возраженіе это однако лишено основанія, такъ какъ температура несомнѣнно не можетъ „прямо“ вліять на длину органа животнаго. Здѣсь необходимо допустить цѣлую цѣпь промежуточныхъ реакцій, а не прямое воздѣйствіе. Уже изъ того факта, что модификація исходнаго, т. е. родительскаго поколѣнія, вообще, имѣетъ мѣсто, можно вывести заключеніе, что какъ модификація длины хвоста, такъ и другія модификаціи, вызванныя температурой, не могутъ быть

причинены прямымъ путемъ. Вѣдь исходныя животныя-родители, воспитывавшіяся при особыхъ температурныхъ условіяхъ, обладаютъ также постоянной, саморегулирующейся температурой и тѣмъ не менѣе они модифицируются. Если, такимъ образомъ, вліяніе температуры на длину органа несомнѣнно сказывается лишь косвеннымъ путемъ, то, разумѣется, конечное вліяніе на зародышъ, лежащій въ маткѣ, можетъ быть совершенно аналогичнымъ тому вліянію, которое дѣйствовало на животныхъ-родителей, повидимому, прямо модифицированныхъ[5]).

Тоже самое наблюдаемъ мы и въ цѣломъ рядѣ другихъ случаевъ кажущейся наслѣдуемости модификацій, напр., у красочныхъ модификацій бабочекъ, подвергнутыхъ въ стадіи куколки вліянію высокихъ или низкихъ температуръ, гдѣ часто ближайшее поколѣніе — само уже не воспитанное въ стадіи куколки при крайнихъ условіяхъ температуры — обнаруживаетъ, однако, еще послѣдѣйствіе тѣхъ условій, которыя вліяли на родителей. Сюда же, конечно, относятся наблюденія Вольтрекка (Woltreck'a) (424), касающіяся модификаціи формы головы у *Daphnidae*.

Точно такъ-же явленіе послѣдѣйствія удалось прослѣдить на весьма большомъ протяженіи въ значительномъ числѣ опытовъ вѣнскому зоологу Каммереру (Kammerer'y) (195—196). Этотъ изслѣдователь измѣнялъ у экспериментируемыхъ имъ животныхъ опредѣленные инстинкты и привычки и нашелъ, что потомки такого рода родителей также были модифицированы аналогичнымъ образомъ, несмотря на то, что условія опыта не оставались постоянными, т. е. не соотвѣтствовали тѣмъ, при которыхъ воспитывались родители.

Особенно поучительны его опыты съ жабой-акушеромъ, *Alytes obstetricans*. Жаба-акушеръ мечетъ обычно свою икру на сушѣ, тогда какъ большинство родственныхъ видовъ мечетъ икру въ водѣ. Далѣе, число отложенныхъ яицъ у названной жабы невелико (18—83) сравнительно со многими

5) Мы не знаемъ, какъ именно представить себѣ это косвенное вліяніе. Возможно, что высокая внѣшняя температура обусловливаетъ меньшую трату животнымъ питательныхъ веществъ для выработки собственной теплоты и что, ноэтому, остается больше пищи для роста опредѣленныхъ органовъ. Такого рода плюсъ въ пищѣ былъ-бы, конечно, весьма выгоденъ для зародыша, находящагося въ маткѣ. Само собою разумѣется, что примѣръ этотъ долженъ служить лишь для того, чтобы найти хотя какую-нибудь отправную точку для нахожденія возможности представленія о ходѣ явленія. На самомъ дѣлѣ цѣпь реакцій будетъ гораздо болѣе сложной.

сотнями яицъ другихъ видовъ жабъ. Яйца ея весьма велики и богаты желткомъ. Самцы обвиваютъ себѣ шнурами яицъ заднія ноги и носятъ икру повсюду съ собою до тѣхъ поръ, пока личинки не достигнутъ полной зрѣлости. Тогда самцы отыскиваютъ воду, въ которой яичныя оболочки резорбируются. У этой жабы личинки ко времени вылупленія развиты гораздо больше, чѣмъ личинки другихъ жабъ: онѣ обладаютъ уже внутренними жабрами, тогда какъ личинки другихъ жабъ вылупляются безъ жаберъ и лишь затѣмъ уже получаютъ сперва наружныя, а потомъ и внутреннія жабры.

Этотъ то, какъ видимъ, сложный инстинктъ попеченія о потомствѣ, у жабы-акушера весьма сильно модифицируется подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій. Если, напр., культивировать зрѣлыхъ въ половомъ отношеніи животныхъ въ теплыхъ терраріяхъ, содержащихъ въ себѣ водоемъ, при 25—30° С., то жабы въ большинствѣ случаевъ держатся въ водѣ, гдѣ происходитъ совокупленіе, а также и кладка яицъ, при этомъ студенистые покровы яицъ сильно разбухаютъ и самцы не могутъ уже обвивать упомянутые шнуры яицъ вокругъ своихъ ногъ, вслѣдствіе чего яйца остаются лежать въ водѣ. Несмотря на это, однако, по крайней мѣрѣ часть яицъ все-же достигаетъ полнаго развитія.

Жабъ можно долгое время воспитывать при этихъ условіяхъ, при этомъ легко наблюдать, что измѣненіе инстинкта становится все болѣе рѣзкимъ. Измѣненіе это происходитъ еще и въ другомъ направленіи: число яицъ увеличивается, тогда какъ желточное содержимое каждаго яйца уменьшается, и личинки вылупляются въ совершенно юныхъ стадіяхъ: еще съ наружными жабрами. Все это въ общемъ не представляется неожиданнымъ. Неожиданнымъ является лишь то, что жабы-акушеры, происшедшія отъ модифицированныхъ въ указанномъ направленіи родителей, сами также обнаруживаютъ явственное измѣненіе инстинкта, даже и въ томъ случаѣ, если онѣ воспитываются уже при нормальныхъ условіяхъ температуры, т. е. жабы, развившіяся изъ отложенныхъ въ воду яицъ, откладываютъ свои яйца въ воду даже и въ томъ случаѣ, если онѣ сами живутъ при тѣхъ нормальныхъ условіяхъ температуры, при которыхъ, обыкновенно, откладываютъ свои яйца на сушу и проявляютъ нормальный инстинктъ попеченія о потомствѣ. Это, конечно, весьма похоже на явленіе наслѣдственности и во многихъ случаяхъ напр., самимъ Каммереромъ (Kammerer'омъ) какъ таковое и принимается. Однако наслѣдственность и здѣсь не доказана, такъ какъ вѣдь и въ данномъ случаѣ условія, которыя модифицировали

материнскихъ животныхъ, продолжали дѣйствовать еще и на слѣдующее поколѣніе. Вѣдь эти животныя прошли свое первоначальное развитіе еще при совершенно иныхъ условіяхъ, чѣмъ нормальныя животныя, взятыя для сравненія. Они находились въ стадіи яйца при непормально высокихъ температурахъ, они попали въ воду въ видѣ личинокъ съ наружными жабрами и т. д.

Слѣдуетъ помнить, что наслѣдственнымъ константнымъ признакомъ опредѣленной единой родни является не какая-либо опредѣленная величина яйца или опредѣленный родительскій инстинктъ, а опредѣленный предѣлъ модфицированія величины яйца, инстинкта и т. д.

„Вновь пріобрѣтенные признаки“ экспериментируемыхъ животныхъ въ данномъ случаѣ являются такими-же модификаціями, какъ и модификаціи окраски цвѣтковъ у первоцвѣтовъ и модификаціи формы роста у львинаго зѣва, о которыхъ мы слышали въ лекціи I.

Цѣнность прекрасныхъ опытовъ съ *Alytes* и аналогичныхъ имъ опытовъ съ *Salamandra* заключается въ томъ и только въ томъ, что они показываютъ намъ, какъ далеко все-же идетъ измѣненіе внѣшнихъ признаковъ высшихъ животныхъ. Однако опыты эти не доказываютъ наслѣдуемости модификацій или, какъ часто выражаются нѣсколько неяснымъ терминомъ, „наслѣдуемости пріобрѣтенныхъ признаковъ“.

Я нарочно ближе разсмотрѣлъ эти чрезвычайно тщательные опыты, которые, повидимому, доказываютъ наслѣдуемость модификацій, такъ какъ строгое доказательство существованія случаевъ наслѣдованія модификацій — хотя-бы и въ единичныхъ группахъ организмовъ — имѣло-бы огромное теоретическое значеніе.

Согласно взгляду, сейчасъ очень распространенному и даже обыденному, вліяніе послѣдѣйствія весьма замѣтно и у человѣка. Напр., алкоголизмъ, т. е. хроническое алкогольное отравленіе родителей, будто-бы весьма сильно вліяетъ на свойства дѣтей. Такого рода послѣдѣйствіе, конечно, не было-бы для насъ неожиданнымъ; тѣмъ не менѣе, однако, мнѣ кажется, что пока нѣтъ еще прочнаго доказательства, что послѣдѣйствіе алкоголизма родителей сказывается на дѣтяхъ настолько сильно, какъ говорятъ объ этомъ. Весьма часто забываютъ, что алкоголизмъ самъ уже базируется на извѣстной „унаслѣдованной психической дегенераціи“. Такого рода родители, конечно, передаютъ и далѣе эту „ослабленную психику“. Но это, конечно, вовсе не „послѣдѣйствіе модификаціи“ и еще менѣе наслѣдованіе „пріі-

обрѣтеннаго признака". Далѣе, дегенерація потомковъ алкоголиковъ часто происходитъ отъ того, что, именно, вслѣдствіе пьянства родителей, дѣти ихъ часто развиваются при очень плохихъ гигіеническихъ и соціальныхъ условіяхъ.

Точно также мы имѣемъ дѣло лишь съ псевдо-наслѣдственностью, когда наблюдаемъ, что иммунитетъ къ опредѣленнымъ токсинамъ переходитъ отъ материнскаго животнаго также и на дѣтей. Такъ, напр., Эрлихъ (Ehrlich) (28) нашелъ, что мыши могутъ быть въ сильной степени иммунизированы путемъ постепеннаго пріучиванія ихъ все къ большимъ и большимъ дозамъ рицинноваго масла, которое, даже въ очень маленькихъ дозахъ, обычно, быстро причиняетъ имъ смерть. Вотъ этотъ-то иммунитетъ, согласно опытамъ названнаго изслѣдователя, переносится также отъ матери и на ея дѣтей. Дѣти иммунной матери и неиммуннаго отца иммунны, но дѣти неиммунной матери и иммуннаго отца не иммунны. Такимъ образомъ, передача иммунитета происходитъ лишь по матери. Повидимому, „наслѣдованіе" иммунитета покоится здѣсь просто на томъ, что дѣти получаютъ отъ своей матери извѣстный запасъ антитоксиновъ. Иммунитетъ этотъ обладаетъ лишь ограниченною продолжительностью. Подобнаго рода передача антитоксиновъ есть нѣчто принципіально отличное отъ наслѣдственности, какъ мы опредѣляемъ послѣднее понятіе.

Всѣ опыты съ растеніями, которые, повидимому, говорятъ о „наслѣдованіи пріобрѣтенныхъ признаковъ", столь-же мало доказательны, какъ и только что описанные примѣры изъ царства животныхъ.

Въ очень многихъ случаяхъ причиною ложныхъ выводовъ было то, что исходный матеріалъ для опытовъ представлялъ собою уже массу весьма различныхъ расъ. Мы покажемъ здѣсь на примѣрѣ, насколько не точны и малодоказательны съ точки зрѣнія современной науки многіе старые опыты, которые однако приводятся снова, напр., Семономъ (Semon'омъ) (308, 311), какъ доказательство наслѣдованія модификацій. Шюбелеръ (Schübeler) (306, 307) доказываетъ, что расы пшеницы, которыя въ Германіи созрѣваютъ приблизительно въ 100 дней (прорастаніе — созрѣваніе сѣмянъ), при культурѣ въ Норвегіи весьма скоро начинаютъ созрѣвать въ болѣе короткое время и сохраняютъ эту способность, если ихъ снова перенести въ Германію. Такъ, одна раса пшеницы созрѣвала въ Германіи въ 100 дней, въ Христіаніи-же приблизительно въ 75 дней. При переносѣ сѣмянъ расы, воспитанной въ теченіе нѣсколькихъ поколѣній въ Норвегіи,

снова въ Германію, растенія, выросшія изъ нихъ, созрѣвали и въ Германіи уже въ 80 дней. Опыты эти во многихъ отношеніяхъ, вообще, неудовлетворительны, какъ это въ особенности показалъ Вилле (Wille) (415), но прежде всего нужно сказать, что Шюбелеръ (Schübeler) работалъ не съ чистымъ матеріаломъ. Весьма легко изолировать изъ обыкновеннаго сорта посѣвной пшеницы, созрѣвающей въ среднемъ приблизительно въ 100 дней, цѣлый рядъ различныхъ „линій". Такимъ образомъ, полное измѣненіе времени созрѣванія въ упомянутыхъ опытахъ могло покоиться просто на неумышленной селекціи скороспѣвающихъ расъ изъ исходной смѣси, или „популяціи". Такого рода опыты обладали бы извѣстной цѣнностью лишь въ томъ случаѣ, если-бы они были произведены съ дѣйствительно чистымъ, отселекцированнымъ исходнымъ матеріаломъ.

Очень многія данныя о наслѣдованіи модификацій основываются на данныхъ о микроорганизмахъ, спеціально о бактеріяхъ, сине-зеленыхъ водорослях и протистахъ (литература у Pringsheim'a, 281 a).

Вполнѣ тщательно были произведены однако лишь очень немногіе опыты съ этими организмами и они не обнаружили никакой наслѣдуемости модификацій. Напр., Вольфъ (Wolf) (422) нашелъ при своихъ опытахъ съ *Bacillus prodigiosus* (съ красной бактеріей), что всякаго рода измѣненія въ окраскѣ, причиняемыя температурой и дѣйствіемъ химическихъ реактивовъ, не наслѣдуются; если культивировать чистую расу *Bacillus prodigiosus*, происходящую отъ одного индивида, приблизительно при 37° С., то культура будетъ чисто бѣлой. Такую группу можно культивировать многія поколѣнія подрядъ при 37° С. и она будетъ оставаться бѣлой, но если воспитывать чистую культуру ея при низшей температурѣ, то красная окраска появится снова уже при 25° С.

Въ большинствѣ случаевъ уже по даннымъ самихъ изслѣдователей можно замѣтить ошибки или въ постановкѣ опытовъ, или въ выводахъ изъ ихъ данныхъ, когда вопросъ касается доказательности опытовъ въ пользу наслѣдуемости модификацій.

Напр., Энгельманъ (Engelmann) (131) и Гайдуковъ (Gaidukow) (141) культивировали въ зеленомъ, синемъ или красномъ свѣтѣ сине-зеленыя водоросли (виды *Oscillaria*) и нашли, что осцилляріи вскорѣ принимаютъ окраску какъ-бы дополнительную къ данному свѣту и сохраняютъ ее тогда и въ томъ случаѣ, если онѣ далѣе будутъ культивироваться при бѣломъ свѣтѣ. Обращаясь къ этимъ опытамъ, мы прежде всего видимъ, что они производились не съ чистымъ систематически матеріаломъ, такъ

какъ имѣется цѣлый рядъ расъ осциллярій, обладающихъ самой различной окраской и растущихъ безъ разбора вмѣстѣ. Слѣдовательно, возможно, что въ результатѣ выше указанныхъ опытовъ произошелъ лишь отборъ расъ, уже раньше бывшихъ на лицо, отборъ въ томъ направленіи, что въ окрашенномъ свѣтѣ остались въ живыхъ лишь расы, окрашенныя приблизительно въ дополнительный цвѣтъ. Кромѣ того, осциллярія, видоизмѣненныя въ окрашенномъ свѣтѣ, наблюдались послѣ этого лишь короткое время при бѣломъ свѣтѣ.

Эти опыты нужно было-бы повторить такимъ образомъ, чтобы, исходя отъ одной нити *Oscillaria*, культивировать потомковъ ея въ свѣтѣ различной окраски. Если-бы при этомъ обнаружились модификаціи окраски, то отдѣльныя нити съ извѣстной окраской должны быть снова выдѣлены, культивированы далѣе при бѣломъ свѣтѣ и доведены до размноженія. Если-бы и при такой постановкѣ опыта наступило измѣненіе окраски и сохранилось бы долгое время и при бѣломъ свѣтѣ, то въ этомъ случаѣ, пожалуй, можно было-бы думать о какой-либо „наслѣдственности“, но, конечно и тогда не были-бы исключены и другія возможныя объясненія. Было-бы крайне желательно, чтобы такіе опыты надъ наслѣдственностью у осциллярій были произведены съ соблюденіемъ всѣхъ требованій научнаго опыта.

Также и у протистовъ часто дѣлались наблюденія, истолкованныя въ пользу наслѣдуемости модификацій. Извѣстно, напр., что въ организмѣ людей, принимавшихъ хининъ, возникаютъ расы пласмодіевъ маляріи, которыя въ особенности противостоятъ дѣйствію хинина. Конечно, и здѣсь гораздо проще принять, что отдѣльныя расы пласмодіевъ маляріи неодинаково способны противостоять дѣйствію хинина, и что черезъ леченіе хининомъ человѣка, заражеинаго маляріей, просто лишь воспитывается отселекцированная уже раньше существовавшая раса, обладающая способностью къ сопротивленію дѣйствію хинина.

Далѣе, имѣется масса данныхъ, доказывающихъ, что грибы и бактеріи привыкаютъ къ извѣстнымъ ядамъ и что ихъ способность къ сопротивленію ядамъ можетъ наслѣдоваться также ихъ потомками. И здѣсь опять таки во всѣхъ случаяхъ, гдѣ получены данныя, какъ-бы говорящія въ пользу наслѣдственности, всегда имѣли дѣло съ недостаточно чистымъ исходнымъ матеріаломъ, вслѣдствіе чего всегда могла произойти селекція уже существующихъ расъ, дающая обманчивое впечатлѣніе явленія наслѣдственности, какъ и въ раньше разсмотрѣнномъ (на стр. 36) селекціонномъ опытѣ съ популяціей

фасоли. Слѣдуетъ отмѣтить, однако, что здѣсь мы имѣемъ богатую горизонтами область для точной экспериментальной работы. Литература у Пульста (Pulst'a, 287).

Такъ, напр., извѣстно явленіе, что нѣкоторые плѣсневые грибы могутъ привыкать къ сильно концентрированнымъ растворамъ солей [Pulst, v. Mayenburg (239) и др.]. Напр., можно довести обыкновенный плѣсневый грибъ *(Penicillium glaucum)* до того, что онъ прекрасно растетъ въ 20%-омъ растворѣ повареной соли, разумѣется, въ присутствіи необходимыхъ питательныхъ веществъ. Если перенести *Penicillium* непосредственно изъ питательнаго раствора, содержащаго лишь слѣды повареной соли, въ сильно концентрированный растворъ, то этимъ путемъ онъ будетъ сильно поврежденъ, при нѣкоторыхъ обстоятельствахъ даже убитъ. Если-же постепенно повышать содержаніе соли въ питательномъ растворѣ, то грибъ постепенно какъ-бы привыкаетъ къ растворамъ. Даже споры *Penicillium* привыкаютъ къ повареной соли и сопротивляются ея дѣйствію настолько, что хорошо прорастаютъ въ 20%-омъ растворѣ, чего обыкновенныя споры *Penicillium* не выдерживаютъ. Слѣдовательно, согласно съ этимъ, пріобрѣтенная способность сопротивленія дѣйствію повареной соли, повидимому, наслѣдуется. Въ дѣйствительности, однако, весьма вѣроятно, что привычка эта покоится на томъ, что повышенная концентрація соли въ питательномъ растворѣ понуждаетъ грибъ „образовывать бо́льшее количество осмотической субстанціи и притомъ такъ, чтобы клѣтка имѣла за собой перевѣсъ“ (Detto, 112). Весьма вѣроятно также, говоря словами того-же автора, „что та-же регуляція производится и молодыми спорангіями, благодаря чему и споры обогащаются такимъ путемъ постепенно указанной субстанціей. Поэтому, нисколько неудивительно, что споры такихъ расъ грибовъ, которыя уже жили при болѣе высокихъ концентраціяхъ растворовъ, прорастаютъ при болѣе повышенной концентраціи лучше, чѣмъ споры, взятыя изъ нормальнаго питательнаго раствора.“ — Отсюда, конечно, опять таки не слѣдуетъ, что въ данномъ случаѣ имѣется какая-либо наслѣдственность, но только процессъ, пожалуй, аналогичный передачѣ антитоксиновъ отъ матери дѣтямъ.

Эта, пріобрѣтенная сопротивляемость вліянію концентраціи продолжается также лишь опредѣленное время и, по опытамъ Пульста (Pulst'a) (287), исчезаетъ приблизительно въ такой-же періодъ времени, въ какой она пріобрѣтена.

Весьма вѣроятно, что аналогичныя явленія наблюдаемъ мы и при нѣкоторыхъ, такъ называемыхъ, „пріучиваніяхъ“ многихъ патогенныхъ бактерій къ опредѣленнымъ видамъ животныхъ, или,

напр., при часто упоминаемыхъ измѣненіяхъ вирулентности, которыя, впрочемъ, крайне нуждаются въ точномъ перепзслѣдованіи съ точки зрѣнія наслѣдственности. — Очень поучительны въ этомъ отношеніи опыты въ томъ духѣ, какіе многократно производились надъ клубеньковыми бактеріями мотыльковыхъ (литература, напр., въ „Handbuch der technischen Mycologie“. Lafar'a). Извѣстно, что всѣ мотыльковыя: горохъ, фасоль, клеверъ и т. д. несутъ на своихъ корняхъ маленькіе клубеньки, въ которыхъ въ качествѣ симбіонтовъ живутъ бактеріи, ассимилирующія азотъ[6]). Если теперь перенести эти бактеріи съ фасоли на молодое, лишенное бактерій растеніе гороха, то оказывается, что сначала онѣ развиваются очень плохо, но если тѣ-же бактеріи перенести еще разъ на молодое растеніе гороха, то онѣ развиваются на немъ уже почти одинаково хорошо, какъ и тѣ бактеріи, которыя вообще свойственны гороху. Слѣдовательно, бактеріи фасоли, по всей вѣроятности, привыкаютъ къ условіямъ существованія на горохѣ, совершенно аналогично тому, какъ въ только что описанномъ опытѣ *Penicillium* привыкъ къ раствору соли. Разумѣется, можно съ такимъ-же успѣхомъ пріучить къ фасоли бактеріи, свойственныя гороху. При всемъ этомъ, однако, не можетъ быть и рѣчи о настоящей наслѣдуемости пріобрѣтеннаго признака въ томъ смыслѣ, въ какомъ мы понимаемъ слово наслѣдственность.

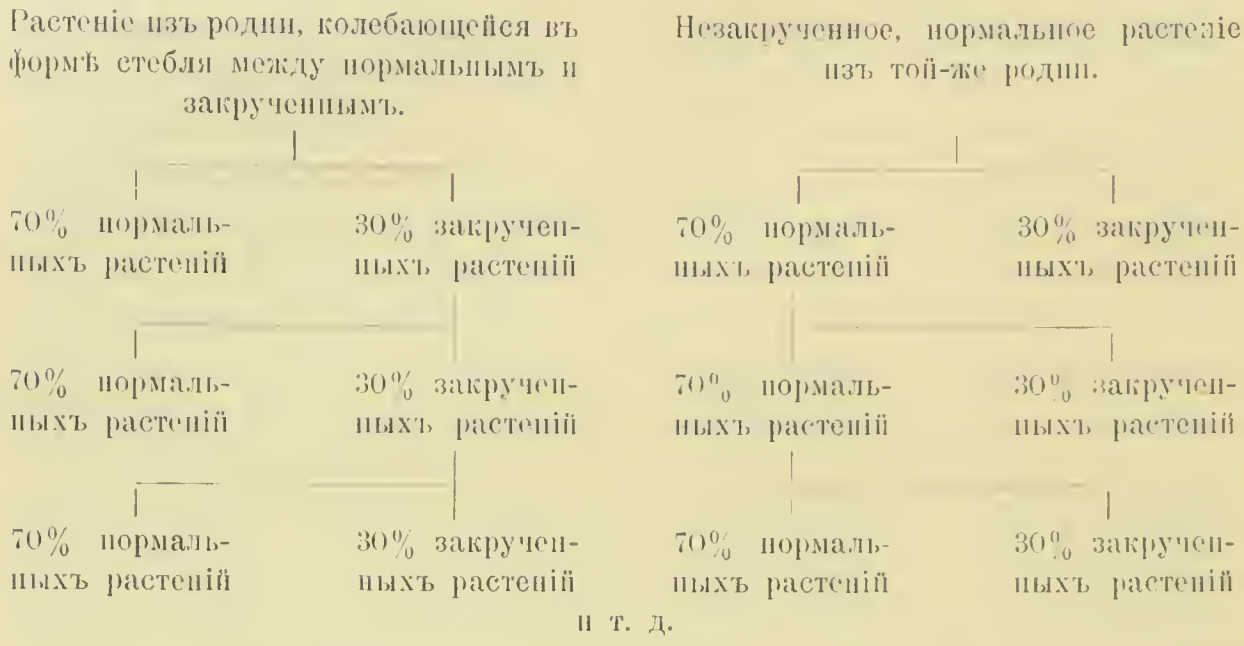
Въ этомъ же смыслѣ „привыканія“ слѣдуетъ понимать и спеціализацію нѣкоторыхъ ржавчинныхъ грибовъ къ опредѣленнымъ растеніямъ — хозяевамъ. Надъ ними были произведены важныя изслѣдованія въ особенности Клебаномъ (Klebahn'омъ) (201).

Сказанное о ненаслѣдуемости модификацій относится всецѣло и къ модификаціямъ „обратимыхъ формъ единой родни“ (стр. 27).

На *Dipsacus silvestris tortus*, о которомъ мы слышали въ лекціи II-ой, можно ясно показать, что и здѣсь модификаціи не наслѣдуются. Если изъ данной родни, дающей при опредѣленныхъ условіяхъ культуры приблизительно 30% скрученныхъ индивидовъ, собрать сѣмена съ растенія наиболѣе крайняго въ указанномъ отношеніи (т. е. наиболѣе закрученнаго), то все-же никакого измѣненія средняго облика ближайшаго поколѣнія мы не увидимъ. Снова получится приблизительно 30% закрученныхъ ра-

6) Высшія растенія могутъ усвоять азотъ лишь въ видѣ селитры, амміака и т. д., но не въ видѣ элементарнаго азота. Слѣдовательно, весь большой воздушный запасъ N не годенъ имъ для употребленія. Напротивъ, многіе бактеріи могутъ воспринимать и перерабатывать этотъ свободный азотъ.

стеній. Тотъ-же результатъ получится, если взять сѣмена съ крайне модифицированнаго въ противоположную сторону индивида. Въ видѣ генеологической схемы такого рода селекціонный опытъ можетъ быть представленъ слѣдующимъ образомъ:



Объ этихъ опытахъ говоритъ Г. де Фризъ (H. de Vries) (395) въ его теоріи мутаціи (Т. II, стр. 579 и 591).

Суммируя все сказанное, можно, слѣдовательно, констатировать, что до сихъ поръ еще не извѣстенъ ни одинъ случай, который дѣйствительно вынуждалъ бы насъ признать наслѣдуемость модификаціи.

Многочисленныя, болѣе устарѣлыя данныя о мнимой наслѣдственности критически разобраны у Вейсмана (Weismann'a) (406). Очень многія имѣются также въ книгахъ Плате (Plate) (274) и Томсона (Thomson'a) (363). Большею частью вы сами легко найдете, въ чемъ заключается ошибка въ конечномъ выводѣ и въ постановкѣ опыта. Въ новѣйшее время Семонъ (Semon) (311) далъ очень подробную сводку многочисленныхъ случаевъ, на которые онъ и теперь еще ссылается, какъ на примѣры, доказывающіе наслѣдуемость пріобрѣтенныхъ признаковъ.

Упорство, съ которымъ многіе зоологи отстаиваютъ наслѣдуемость модификаціи, находится въ страномъ противорѣчіи съ наличностью положительныхъ данныхъ для этого. Имѣющаяся по этому вопросу теоретическая литература достигла положительно устрашающихъ размѣровъ, что стоитъ въ связи съ широко распро-

страннымъ взглядомъ, что, въ случаѣ непринятія наслѣдуемости модификацій, многіе вопросы видообразованія совсѣмъ не найдутъ своего разрѣшенія.

Теоретическая часть этого вопроса, и прежде всего вопроса объ отношеніи модификацій къ тому, что обозначаютъ собирательнымъ именемъ „флюктуирующихъ или непрерывныхъ варіацій“, а также къ мутаціямъ, будетъ ближе разсмотрена въ лекціи XI. Здѣсь же мы ограничимся лишь повтореніемъ еще разъ того факта, что до сихъ поръ не извѣстенъ ни одинъ экспериментально точно установленный случай наслѣдуемости модификацій.

Наоборотъ, всѣ опыты, произведенные въ большомъ масштабѣ и съ соблюденіемъ требуемыхъ наукой осторожности и точности, показали, что наслѣдуемости модификацій не существуетъ, даже при наблюденіяхъ, продолжавшихся чуть не цѣлое десятилѣтіе.

До тѣхъ поръ, пока фактическими данными не будетъ доказано обратное, мы должны, слѣдовательно, твердо стоять на томъ положеніи, что модификаціи не наслѣдуются, или же, слѣдуя нашему опредѣленію, данному въ первой лекціи, держаться того взгляда, что, если какой-либо индивидъ модифицируется въ извѣстномъ направленіи — то этимъ не измѣняется еще характерная способность его къ модифицированію потомства. Наслѣдуется и является постояннымъ признакомъ извѣстной данной родни лишь эта, опредѣленная способность измѣнчивости подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій (въ самомъ широкомъ смыслѣ послѣдняго понятія). Съ этой точки зрѣнія наслѣдуемость модификаціи должна бы быть опредѣлена такъ: модифицированіе индивида крайне измѣненными внѣшними условіями должно измѣнять способъ реагированія его потомковъ на внѣшнія условія такъ, чтобы это потомство реагировало на нормальныя внѣшнія условія тѣмъ-же способомъ, какимъ реагируютъ неизмѣненные индивиды на измѣненныя условія.

Возможность такого допущенія отрицать нельзя, но съ вѣроятностью его не согласится тотъ, кто проникнется его логической непослѣдовательностью.

Лекція IV.

Законы Менделя. — Примѣры скрещиванія расъ, отличающихся другъ отъ друга одним ъ только признакомъ. — Ходъ явленія въ случаѣ отличія въ нѣсколькихъ признакахъ.

Изслѣдованія Іоганнсена (Johannsen'a) (189) надъ расами фасоли и ячменя показали намъ, что даже тѣ систематическія величины, которыя намъ кажутся настолько обособленными, что мы считаемъ ихъ вполнѣ простыми, въ дѣйствительности не всегда являются таковыми, но состоятъ изъ единицъ низшаго порядка, изъ большóго числа элементарныхъ единицъ, такъ называемыхъ чистыхъ линій.

Точно также и „видъ“ систематиковъ не всегда представляетъ собою простую вполнѣ однородную величину: каждый „линнеевскій видъ“ является лишь собирательнымъ именемъ для большóго числа элементарныхъ видовъ, причемъ объемъ такого „линнеевскаго вида“, т. е. самая группировка „элементарныхъ видовъ“ въ „виды сборные“ — чрезвычайно произвольна.

Однако безъ примѣненія „видовъ“ систематиковъ, безъ наименованія видовъ, трудно было-бы разобраться въ безчисленномъ количествѣ организмовъ. Практика познаванія природы вынуждаетъ насъ къ тому, чтобы въ своемъ стремленіи классифицировать и сводить многообразіе къ единству, мы болѣе или менѣе произвольно объединяли элементарные виды въ группы бóльшаго или меньшаго объема и давали этимъ группамъ опредѣленныя названія, принимая ихъ за виды. Эти виды систематиковъ, повторяю, не представляютъ собою однако естественныхъ однородныхъ величинъ, напримѣръ, *Canis Lupus*, *Antirrhinum Orontium*, *Papilio Memnon* и т. д. Это слѣдуетъ всегда помнить.

Выше уже было указано, что фасоль, надъ которой экспериментировалъ Іоганнсенъ (Johannsen), устанавливая понятіе объ элементарныхъ единицахъ, относится къ числу растеній „автогамныхъ“, или самоопыляющихся. Скрещиваніе двухъ чистыхъ линій встрѣчается крайне рѣдко, вслѣдствіе чего такія линіи мо-

гутъ долгое время находиться въ самомъ близкомъ соприкосновеніи, совершенно не смѣшиваясь. Подобную изолированность отдѣльныхъ линій мы находимъ, помимо автогамныхъ растеній, у всѣхъ тѣхъ организмовъ, которые размножаются безполымъ путемъ, напримѣръ, у бактерій, у сине-зеленыхъ водорослей, у многихъ совершенно апогамныхъ родовъ растеній и т. д. Здѣсь всегда можно получить чистую линію, какъ наслѣдственно абсолютно однородный матеріалъ, просто выдѣленіемъ одной особи и ея размноженіемъ.

Однако такъ просто обстоитъ дѣло только у немногихъ растеній и животныхъ. Большое число организмовъ (прежде всего всѣ раздѣльнополые) является „аллогамнымъ“. Спрашивается, какъ будетъ проявлять себя наслѣдственность, если оплодотвореніе происходитъ между двумя индивидами двухъ различныхъ систематическихъ единицъ? Этотъ вопросъ и будетъ служить темой данной лекціи. Путь къ проникновенію въ эту, долго недоступную область проложенъ открытіями августинскаго монаха Грегора Менделя (Mendel) (241). Преданные забвенію труды этого ученаго были какъ-бы вновь открыты, независимо другъ отъ друга, ботаниками К. Корренсомъ (C. Correns'омъ) (64), Е. Чермакомъ (E. Tschermak'омъ) (374) и Г. де-Фризомъ (H. de Vries'омъ) (387, 388).

Чтобы освоиться съ открытыми Менделемъ законами наслѣдованія признаковъ при скрещиваніи, будемъ исходить изъ опыта, который можетъ быть произведенъ каждымъ, кто располагаетъ маленькимъ опытнымъ садомъ.

Произведемъ скрещиваніе двухъ особей *Antirrhinum majus*, садоваго львинаго зѣва, именно кремовой и красной, принадлежащихъ къ двумъ константнымъ расамъ **(табл. LXXIII, фиг. 1 и 2).** При этомъ условимся въ слѣдующемъ пріемѣ обозначенія буквами: каждая особь представляетъ собою продуктъ сліянія двухъ половыхъ клѣтокъ — мужской и женской. Половую клѣтку константной красной расы будемъ обозначать **F**, а особь, происшедшую отъ сліянія такихъ двухъ клѣтокъ **FF**, для кремовой-же расы примѣнимъ соотвѣтственное обозначеніе — **f** и **ff**. При скрещиваніи двухъ упомянутыхъ особей, мы соединяемъ женскую клѣтку **F** съ мужской клѣткой **f**, или наоборотъ, т. е. женскую **f** съ мужской **F**, что безразлично. Во всякомъ случаѣ мы получимъ гибридную особь съ обозначеніемъ **Ff** или **fF**; такую гибридную особь называютъ гетерозиготной (продуктъ сліянія разнородныхъ половыхъ клѣтокъ).

Въ противоположность этому, особь, происшедшую отъ слія-

Объясненіе таблицы LXXIII (рис. 385). Antirrhinum majus L. Садовый львиный зѣвъ.

P_1. Паріетальное или родительское поколѣніе (исходныя особи).

Фиг. 1. Кремовая раса *(1)* — **ff.**

Фиг. 2. Красная раса *(1)* — **FF.**

F_1. Первое гетерозиготное поколѣніе — продуктъ скрещиванія кремовой (фиг. 1) и красной (фиг. 2) расъ (гибридъ).

Фиг. 3. Гетерозиготная особь (блѣднокрасная) *(1)* — **Ff.**

F_2. Второе, расщепляющееся поколѣніе (потомство гибрида).

Фиг. 4. Кремовая гомозиготная особь *(1)* — **ff.**

Фиг. 5. Гетерозиготная особь (блѣднокрасная) *(2)* — **Ff.**

Фиг. 6. Красная гомозиготная особь *(1)* — **FF.**

1

P 1

2

F 1

3

4

5

F 2

6

Antirrhinum majus L. (рис. 385).

нія однородныхъ половыхъ клѣтокъ называютъ гомозиготной. Такая гетерозиготная гибридная особь, *Antirrhinum*, не будетъ ни красной, ни кремовой, а блѣднокрасной **(таб. LXXIII, фиг. 3)**, она унаслѣдовала только отъ одного изъ родителей — именно отъ красной особи — „способность къ образованію красной окраски цвѣтка“, и это сказывается въ замѣтномъ поблѣдненіи ея окраски. Въ этомъ пока нѣтъ ничего неожиданнаго. Тѣмъ поразительнѣе, однако, поведеніе потомства этого гибрида. Если мы допустимъ скрещиваніе нѣсколькихъ особей данныхъ гибридовъ — **Ff** другъ съ другомъ, или подвергнемъ ихъ самоопыленію, что въ данномъ случаѣ безвредно, то получимъ потомство, состоящее изъ трехъ различныхъ категорій особей **(табл. LXXIII, фиг. 4—6)**. Одна часть особей будетъ имѣть красные цвѣтки, какъ одинъ изъ родителей (собст. дѣдъ), другая — кремовые, какъ другой родитель, а третья — блѣднокрасные. Если эти особи получить въ большомъ количествѣ (слѣдов., внуковъ исходныхъ особей), то, произведя подсчетъ, легко установить, что означенныя три категоріи — красная, блѣдно-красная, кремовая — дадутъ слѣдующій рядъ: 1 : 2 : 1, т. е., изъ 100 особей около 25 будутъ красными, около 50 блѣдно-красными и около 25 кремовыми. Это отношеніе (1 : 2 : 1) оказывается постояннымъ при всѣхъ повторныхъ опытахъ. Въ одномъ конкретномъ случаѣ было получено, напр., изъ 97 растеній 22 красныхъ : 52 блѣдно-красныхъ : 23 кремовыхъ.

Красныя особи этого рода, какъ и кремовыя, въ нисходящихъ генераціяхъ оказываются константными; блѣдно-красныя-же ведутъ себя, какъ первоначальныя гибридныя особи — **Ff**, т. е., „расщепляются“ снова на $^1/_4$ красныхъ, $^2/_4$ блѣдно-красныхъ и $^1/_4$ кремовыхъ.

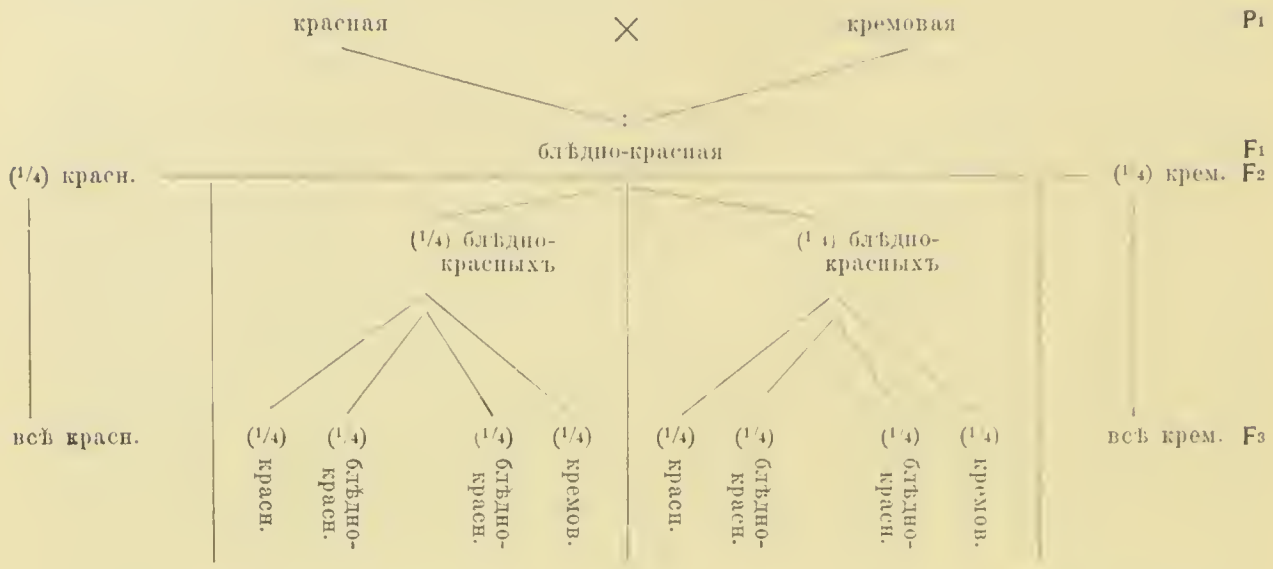
Въ формѣ генеологической схемы результатъ опыта изображенъ на стр. 60.

Буквы P_1, F_1, F_2, стоящія справа схемы, означаютъ слѣдующее: P_1 — первая родительская генерація, т. е. особи, примѣненныя для скрещиванія, слѣдовательно, не гибриды; F_1 — первая сыновняя генерація, т. е. первичные гибриды; F_2 — вторая сыновняя генерація и т. д. Соотвѣтственно этому, P_2 обозначаетъ соотвѣтствующую родительскую генерацію отъ P_1 и т. д.

Какъ-же происходитъ все это явленіе? Объясненіе этого даетъ гипотеза Менделя, достигшая въ настоящее время почти предѣла признанія ея точности. Согласно этой гипотезѣ, каждый гибридъ указаннаго типа производитъ двоякаго

рода половыя клѣтки и именно 50% „отцовскихъ“ и 50% „материнскихъ“.

Все, что вытекаетъ изъ этой гипотезы, прослѣдимъ въ деталяхъ наглядно на нашемъ примѣрѣ.



Гибридъ, *Antirrhinum* **Ff** (на **табл. LXXIII, фиг. 3**), образуетъ, согласно теоріи, двѣ категоріи половыхъ клѣтокъ, причемъ половина изъ нихъ точно воспроизводитъ клѣтку, отмѣченную нами выше, какъ **F**, слѣдовательно, соотвѣтствуетъ половой клѣткѣ гомозиготнаго растенія **FF**, обладающаго способностью къ образованію красной окраски, другая-же половина совершенно идентична клѣткѣ **f** кремовой расы **ff**. Допущеніе, что подобный гибридъ образуетъ двоякія половыя клѣтки, притомъ двоякія, какъ мужскія, такъ и женскія по 50%, является центральнымъ пунктомъ менделевской теоріи. Все остальное въ ней неважно и носитъ лишь второстепенный характеръ.

Если мы теперь оплодотворимъ нашъ гибридъ — *Antirrhinum* **Ff** — его собственной пыльцой или скрестимъ гибридныя особи другъ съ другомъ, то обѣ категоріи половыхъ клѣтокъ **F** и **f** будутъ имѣть возможность комбинироваться при сліяніи въ слѣдующія четыре различныя категоріи:

яйцеклѣтка **F** можетъ слиться съ пыльцевой клѣт. **F** и дастъ особь **FF**, съ красн. цвѣт.

Яйцеклѣтка **F** можетъ слиться съ пыльцевой клѣт. **f** и дастъ особь **Ff**, съ блѣдн.-красн. цвѣт.

Яйцеклѣтка **f** можетъ слиться съ пыльцевой клѣт. **F** и дастъ особь **fF**, съ блѣдн.-красн. цвѣт.

Яйцеклѣтка **f** можетъ слиться съ пыльцевой клѣт. **f** и дастъ особь **ff**, съ кремов. цвѣт.

Такъ какъ всѣ указанныя комбинаціи имѣютъ одинаковую вѣроятность образованія, то естественно ожидать, что потомство такого гибрида должно дать особи соотвѣтственно различныя, и въ числѣ соотвѣтствующемъ отношенію чиселъ комбинацій клѣтокъ **FF, Ff, fF** и **ff**, слѣдовательно, будетъ состоять изъ:

$^1/_4$ особей, которыя произошли отъ сліянія **FF**, слѣдовательно, гомозигот. констант. красн.,

$^1/_4$ особей, которыя произошли отъ сліянія **Ff** } гетерозигот. блѣдно-
$^1/_4$ „ „ „ „ „ **fF** } красн. гибриды,
$^1/_4$ „ „ „ „ „ **ff** гомозиготн. константн. кремовыя.

Схематически это можно изобразить такъ:

FF красн.	**ff** крем.	Родительск. или P_1 генерація.

Зародыш. клѣтки P_1 — растеній: мужск. всѣ **F**; мужск. всѣ **f**.
женск. всѣ **F**; женск. всѣ **f**.

Ff блѣдно-красн.	Гибридная, или F_1 — генерація.

Зародыш. клѣтки F_1 — растеній: мужск. 50% **F**, 50% **f**,
женск. 50% **F**, 50% **f**.

1) **FF** красн.	2) **Ff** блѣдно-красн.
3) **fF** блѣдно-красн.	4) **ff** крем.

Возможныя комбинаціи половыхъ клѣтокъ гибрида F_1 при образованіи потомства, т. е. особей F_2, слѣдовательно, теоретически возможныя категоріи комбинацій.

Мы видимъ, слѣдовательно, что теоретически какъ-разъ ожидается то, что намъ даетъ опытъ, т. е. отношеніе указанныхъ выше особей, какъ $^1/_4 : {}^2/_4 : {}^1/_4$. Теорія, такимъ образомъ, очень просто объясняетъ особенности расщепленія гибридовъ. Все, что въ дальнѣйшемъ дали наблюденія и опыты, настолько

подтвердило справедливость этой теоріи, что при помощи ея можно работать, какъ съ вполнѣ обоснованной гипотезой.

Оказалось возможнымъ, исходя изъ гипотезы, предугадывать результаты новыхъ опытовъ и такимъ путемъ провѣрять гипотезу. Самъ Мендель произвелъ такой контрольный опытъ, скрестивъ полученный гибридъ съ его исходной формой.

Такой опытъ возможно повторить и съ нашимъ львинымъ зѣвомъ. Для этого нужно скрестить гибридъ **Ff** съ родительской формой **ff** или съ какой либо особью изъ кремовой родни вообще. Что должно получиться при этомъ, согласно гипотезѣ теоретически? Гипотеза гласитъ, что гибридъ производитъ двоякаго рода половыя клѣтки, слѣдовательно, одна половина ихъ будетъ передавать отцовскіе, другая материнскіе признаки, въ данномъ случаѣ красную и соотвѣтственно кремовую окраски цвѣтка. Если мы скрестимъ такой гибридъ съ исходной формой **ff**, гдѣ половыя клѣтки однородны и способны передавать лишь кремовую окраску, то ясно, что 50% потомства произойдетъ отъ сліянія **F** съ **f** и 50% — отъ сліянія **f** съ **f**, т. е. отъ сліянія соотвѣтствующихъ яйцеклѣтки и пыльцевой клѣтки. Соотвѣтственно этому, должно получиться при такомъ возвратномъ скрещиваніи 50% особей формулы **Ff**, т. е. гетерозиготныхъ, блѣдно-красныхъ и 50% — **ff**, т. е. гомозиготныхъ, кремовыхъ, остающихся константными при дальнѣйшей репродукціи.

Теорія и опытъ, такимъ образомъ, вполнѣ совпадаютъ. Въ опытѣ получаются почти въ одинаковомъ количествѣ съ одной стороны растенія съ цвѣтами кремовой окраски, остающіяся далѣе константными, съ другой стороны — растенія съ цвѣтами блѣдно-красными, въ дальнѣйшемъ правильно менделирующія въ признакахъ окраски цвѣтка.

Сейчасъ я покажу на нѣсколькихъ конкретныхъ примѣрахъ, взятыхъ изъ моихъ личныхъ опытовъ, какъ далеко простирается при этомъ соотвѣтствіе чиселъ теоретическихъ числамъ, найденнымъ опытнымъ путемъ.

У львинаго зѣва имѣются расы, различающіяся также по цвѣту листьевъ; такъ, напр., существуетъ раса съ почти совершенно желтыми листьями. Если скрестить эту желтолистную расу съ зеленолистной, то получается помѣсь съ желто-зелеными „золотистыми“ листьями. При самооплодотвореніи, раса эта расщепляется на $^1/_4$ зеленыхъ, $^2/_4$ золотистыхъ и $^1/_4$ желтыхъ сѣянцевъ.

Если скрестить снова такую помѣсь съ зеленымъ родительскимъ растеніемъ, то, согласно теоріи, можно ожидать, что 50%

такихъ растеній будутъ зелеными и константными, а 50% золотистыми, въ дальнѣйшемъ менделирующими. Въ рядѣ опытовъ я получилъ послѣ подобнаго скрещиванія въ общей сложности 1178 растеній, изъ которыхъ 597 были желтозелеными и 581 зелеными, т. е. почти въ точности отношеніе 1 : 1, какъ и слѣдовало по теоріи.

Во всѣхъ упомянутыхъ до сихъ поръ опытахъ всегда было легко узнать помѣси, какъ таковыя, уже по ихъ цвѣту. Помѣси между кремовымъ и краснымъ львинымъ зѣвомъ, т. е. индивиды **Ff** большею частью ясно отличаются уже своимъ блѣдно-краснымъ цвѣтомъ отъ гомозиготныхъ родителей, на **таб. LXXIII** легко напр., различить индивиды **FF** и **Ff**. Помѣсь въ этомъ отношеніи занимаетъ какъ-бы среднее положеніе между родителями. То-же самое имѣетъ мѣсто и для помѣсей между обѣими вышеуказанными расами львинаго зѣва, отличающимися по цвѣту листьевъ. Однако это наблюдается далеко не всегда.

Внѣшній видъ помѣсей можетъ быть и совершенно инымъ. Весьма поучителенъ въ этомъ отношеніи опытъ Бетсона (Bateson'a (14, I—IV) съ курами. Среди андалузскихъ куръ имѣются различныя константныя цвѣтовыя расы; между прочимъ, извѣстны черная раса и бѣлая съ черными пятнами. Скрещиваніе черныхъ куръ съ чернобѣлыми пѣтухами и чернобѣлыхъ куръ съ черными пѣтухами всегда даетъ лишь индивидовъ, оперенныхъ синими перьями. Слѣдовательно, помѣси обнаруживаютъ здѣсь совершенно новую окраску. Если, однако, скрещивать этихъ синихъ андалузцевъ изъ F_1 между собою, то F_2 получается совершенно согласно правиламъ, т. е. оно будетъ состоять изъ $^1/_4$ черныхъ, $^1/_4$ чернобѣлыхъ и $^2/_4$ синихъ куръ. Черныя и чернобѣлыя куры являются константными при наличности подбора въ предѣлахъ своей расы, синія-же расщепляются далѣе въ томъ-же числовомъ отношеніи.

Такое явленіе, что помѣси обнаруживаютъ цвѣтъ, совершенно отличный отъ окраски родителей, встрѣчается, повидимому, не особенно часто, тѣмъ не менѣе, однако, многіе случаи такого рода уже вполнѣ доказаны.

Третій случай, особенно часто встрѣчающійся, это тотъ, когда гибриды совершенно сходны съ однимъ изъ родителей; напр., если скрестить красную особь львинаго зѣва съ бѣлой **(фиг. 1, табл. LXXV)**, то получается помѣсь, которую невозможно отличить отъ гомозиготнаго краснаго родителя, вслѣдствіе чего F_2 по своему внѣшнему облику будетъ казаться состоящимъ изъ $^3/_4$ красныхъ и $^1/_4$ бѣлыхъ индивидовъ. Анализъ потомства этихъ крас-

ныхъ индивидовъ показываетъ, однако, что одна часть особей дастъ константное потомство, т. е. обнаруживаетъ себя гомозиготной; двѣ же остальныя части продолжаютъ расщепляться и далѣе. Слѣдовательно, и здѣсь на самомъ дѣлѣ имѣются тѣ-же отношенія, что и у помѣсей между красной и кремовой расами.

Рис. 14. (386, 387). Расы львинаго зѣва (*Antirrhinum*). a) Раса съ нормальными (зигоморфными) цвѣтами; c) раса съ пелорическими (радіальными) цвѣтами; b) помѣсь F_1 между a и c. Почти полное доминированіе.

Это явленіе, т. е. полное внѣшнее сходство помѣси въ F_1 съ однимъ изъ родителей обозначаютъ терминомъ „доминированіе“. Говорятъ, что одинъ признакъ, — въ данномъ случаѣ способность къ образованію красной окраски, — „доминируетъ“ надъ другимъ признакомъ, надъ отсутствіемъ этой способности; отсутствіе же этой способности называютъ признакомъ „рецессивнымъ“ по отношенію къ первому. Прежде явленію доминированія приписывали чрезмѣрное значеніе, были попытки даже создать особые „законы доминированія“. Въ дѣйствительности, однако, явленіе доминированія далеко не имѣетъ всеобщаго значенія и никакихъ общихъ правилъ или законовъ здѣсь нѣтъ. Весьма часто доминированіе является лишь кажущимся; для нашего глаза, напримѣръ, помѣсь можетъ, на что впервые указалъ Корренсъ (Correns, 72), обнаруживать полное доминированіе одного изъ родителей, напр., въ окраскѣ цвѣтовъ. Но, если мы изслѣдуемъ цвѣтъ помѣси колориметрически, то увидимъ, что въ сущности дѣло обстоитъ также, какъ и съ помѣсью между краснымъ и кремовымъ *Antirrhinum*, т. е., что окраска помѣсей

гораздо слабѣе, чѣмъ гомозиготныхъ родителей, что полное доминированіе, слѣдовательно, является лишь кажущимся.

Для меня является вопросомъ, встрѣчается-ли, вообще, полное доминированіе, т. е. бываетъ ли такъ, чтобы извѣстный признакъ гетерозиготно въ точности проявлялся также, какъ и гомозиготно. Кажущееся-же полное доминированіе на самомъ дѣлѣ часто покоится лишь на несовершенствѣ нашихъ способностей распознаванія отличій.

Эмпирическія числа, найденныя изъ опытовъ, согласуются въ достаточной степени съ теоретически ожидаемыми и въ случаяхъ полнаго или почти полнаго доминированія, конечно, при условіи веденія эксперимента съ большимъ количествомъ индивидовъ. Самъ Мендель, напр., нашелъ слѣдующія числа въ

a b c

Рис. 15. (388). Расы львинаго зѣва (*Antirrhinum*). a) вполнѣ нормальная раса; c) разсѣченная раса; b) помѣсь между обѣими; она отличается отъ „a“ тѣмъ, что верхушки нижней губы въ серединѣ выемчатыя.

своихъ классическихъ опытахъ скрещиванія расъ гороха: онъ скрестилъ одну расу гороха съ зелеными сѣмядолями съ другой расой съ желтоватыми сѣмядолями. Всѣ помѣси имѣли желтоватыя сѣмядоли, слѣдовательно, признакъ — желтоватый цвѣтъ сѣмядолей доминируетъ надъ зеленымъ цвѣтомъ.

Изъ 258 такихъ помѣсей F_1 Мендель получилъ въ F_2 8023 особи, и изъ этихъ послѣднихъ 6022 обладали желтоватыми сѣмядолями, а 2001 зелеными, слѣдовательно, желтые и зеленые индивиды находились другъ къ другу почти точно въ отношеніи 3 : 1, какъ и слѣдуетъ по теоріи.

Путемъ долгой работы съ опредѣленнымъ экспериментируемымъ животнымъ или растеніемъ можно изощрить свой взглядъ и научиться легко узнавать различія между гомозиготными и ге-

терозиготными особями. **Рис. 14** и **15** даютъ внѣшній видъ двухъ менделирующихъ помѣсей параллельно съ ихъ родителями. На **рис. 14** ясно, что помѣсь (b) между зигоморфной (a) и радіальной (c) расами львинаго зѣва обладаетъ меньшей верхней губой, чѣмъ гомозиготная, зигоморфная родительская раса. На **рис. 15** помѣсь (b) между нормальной зигоморфной расой (a) и другой, съ своеобразно уродливыми цвѣтами (c), узнается по тому, что верхушки лепестковъ вѣнчика у помѣси еще повторно раздѣлены: у всѣхъ ихъ замѣтна въ серединѣ легкая выемка.

Тѣмъ не менѣе практически очень часто встрѣчаются и такіе случаи, когда сдѣлать точное различіе между гомозиготнымъ и гетерозиготнымъ потомствомъ по внѣшности очень трудно и даже невозможно, какъ, напримѣръ, при подсчетѣ категорій расщепленія въ F_2. Это происходитъ оттого, что гомо- и гетерозиготныя особи нерѣдко модифицируются трансгредируя (сравн. стр. 38.). Такъ, въ первомъ нашемъ примѣрѣ скрещиванія кремоваго львинаго зѣва съ краснымъ часто бываетъ затруднительно отличить въ F_2 гомозиготное потомство отъ гетерозиготнаго: первое, находясь въ тѣни, обладаетъ болѣе блѣдной красной окраской и не всегда отличимо отъ второго, выроснаго при условіяхъ, вызывающихъ болѣе темную окраску, нормально несвойственную гетерозиготнымъ особямъ.

Часто условія доминированія бываютъ не одинаковы у одного и того-же индивида: въ молодости животное можетъ обнаруживать ясное доминированіе признака, принадлежащаго одному родителю, тогда какъ въ болѣе позднихъ стадіяхъ это доминированіе уже незамѣтно. А. Лангъ (A. Lang) наблюдалъ, напримѣръ, нѣчто подобное при скрещиваніи брюхоногихъ моллюсковъ.

Въ выше указанномъ духѣ производились опыты скрещиванія въ послѣдніе годы въ большомъ количествѣ съ самыми различными организмами. При этомъ оказалось, что вездѣ дѣйствуютъ одни и тѣ-же законы, независимо отъ того, экспериментируемъ-ли мы съ львинымъ зѣвомъ или различными видами хлѣбовъ, съ мышами или якуками, съ улитками или бабочками. Повсюду наблюдается, что, если скрещиваемыя расы различаются другъ отъ друга въ одномъ признакѣ, то помѣси всегда расщепляются такъ, какъ помѣсь львинаго зѣва въ нашемъ примѣрѣ, т. е. F_2 всегда состоитъ изъ $^2/_4$ индивидовъ, являющихся помѣсями и изъ $^1/_4$ индивидовъ, въ точности повторяющихъ отцовскій и соотвѣтствующій материнскій признаки.

Совершенно тѣ-же законы дѣйствуютъ, mutatis mutandis, при скрещиваніи двухъ расъ, отличающихся другъ отъ друга болѣе чѣмъ въ одномъ признакѣ. Для ориентировки и здѣсь мы воспользуемся, по возможности, простымъ и наглядньшъ случаемъ скрещиванія львинаго зѣва. Расы львинаго зѣва различаются между собою, между прочимъ, и въ признакахъ формы цвѣтка. Такъ, я лично располагаю вполнѣ константной расой, которая имѣетъ лишь такіе цвѣты, какіе изображены на **рис.**

a b

Рис. 16. (390). Высокорослая и низкорослая расы садоваго львинаго зѣва *(Antirrhinum).* Растенія однихъ лѣтъ и одинаково выращенныя.

14 с. Цвѣты построены здѣсь вполнѣ радіально, всѣ лепестки ихъ имѣютъ форму, которую въ нормальномъ, зигоморфномъ цвѣткѣ имѣетъ только средній лепестокъ нижней губы: всѣ они, какъ и только что упомянутый, имѣютъ также короткій шпорецъ. Эта пелорическая раса вполнѣ плодоносна и можетъ быть скрещиваема съ нормальными расами. **Таблица LXXIV** изображаетъ результаты скрещиванія этой красной пелориче-

ской расы (**табл. LXXIV, фиг. 2**) съ константной нормально цвѣтущей, кремовой расой (**табл. LXXIV, фиг. 1**). Помѣсь, т. е. растеніе F_1, (**табл. LXXIV, фиг. 3**) имѣетъ блѣдно-красные цвѣты и вполнѣ нормальную форму вѣнчика, лишь верхняя губа его немного меньше, чѣмъ у гомозиготно нормальныхъ расъ. Такимъ образомъ, мы имѣемъ здѣсь случай почти полнаго доминированія нормальной формы надъ пелорической, тогда какъ по окраскѣ вѣнчика помѣсь занимаетъ почти среднее положеніе, какъ это наблюдали мы уже въ разсмотрѣнныхъ примѣрахъ скрещиванія красной расы съ кремовой.

Поколѣніе F_2 такой помѣси, полученное путемъ самооплодотворенія, обнаруживаетъ, какъ показываетъ **таблица LXXIV**, весьма пестрый составъ: цѣлыхъ **шесть** съ внѣшней стороны различныхъ категорій растеній, а именно:

красныя нормальныя	39	(**таблица LXXIV, фиг. 4**)
блѣднокрасныя нормальныя . . .	94	(**таблица LXXIV, фиг. 5**)
красныя пелорическія	15	(**таблица LXXIV, фиг. 6**)
блѣднокрасныя пелорическія . . .	28	(**таблица LXXIV, фиг. 7**)
кремовыя нормальныя	45	(**таблица LXXIV, фиг. 8**)
кремовыя пелорическія	13	(**таблица LXXIV, фиг. 9**)

Числовыя отношенія, въ которыхъ были найдены въ моемъ опытѣ (стр. 69, 1909) эти различныя категоріи, даны въ таблицѣ.

Какъ же нужно понимать эти категоріи и эти относительныя числа на основаніи законовъ расщепленія? Отвѣтъ на это мы получимъ тѣмъ-же способомъ, какъ и для опытовъ скрещиванія обѣихъ расъ львинаго зѣва, различавшихся только по окраскѣ цвѣтовъ.

Половую клѣтку, или, какъ теперь чаще всего выражаются въ спеціальной литературѣ, „гамету“, нормальной кремовой расы обозначимъ — **fE**, а гамету красной пелорической расы — **Fe**, считая, что:

F — способность къ образованію красной окраски цвѣтовъ,
f — отсутствіе этой способности, т. е. такъ обозначенная гамета производитъ цвѣты кремовой окраски,
E — способность къ образованію нормальныхъ цвѣтовъ,
e — отсутствіе этой способности, т. е. такъ обозначенная гамета производитъ пелорическую форму цвѣтка.

Растеніе P_1 изъ красной пелорической расы, возникшее черезъ соединеніе двухъ гаметъ **Fe** (красная окраска цвѣтовъ, пелорическіе цвѣты), получаетъ, такимъ образомъ, формулу **FFee**.

Растеніе P_1 изъ кремовой нормальной расы, возникшее черезъ соединеніе двухъ гаметъ **fE** (кремовые нормальные цвѣты), получаетъ формулу **ffEE**.

Помѣсь имѣетъ, очевидно, формулу **FfEe**, такъ какъ она возникла черезъ соединеніе гаметы **Fe** съ гаметой **fE**.

Помѣсь эта образуетъ, согласно закопамъ Менделя, различныя гаметы четырехъ родовъ, а именно:

FE — вызываетъ красную окраску и нормальную форму цвѣтка,
Fe — вызываетъ красную окраску и пелорическую форму цвѣтка,
fE — вызываетъ кремовую окраску и нормальную форму цвѣтка,
fe — вызываетъ кремовую окраску и пелорическую форму цвѣтка.

Эти различныя гаметы четырехъ категорій образуются всѣ приблизительно въ одинаковомъ числѣ, такъ что каждая изъ этихъ категорій содержитъ приблизительно $^1/_4$ всѣхъ гаметъ, какъ мужскихъ, такъ и женскихъ.

Если мы теперь подвергнемъ эту помѣсь самооплодотворенію, или-же скрестимъ между собою нѣсколько индивидовъ такихъ помѣсей, то указанныя четыре категоріи женскихъ гаметъ могутъ соединиться съ четырьмя категоріями мужскихъ, въ результатѣ чего получатся **16** слѣдующихъ комбинацій:

1. Половая ♀ клѣтка **FE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **FE** и дастъ индивидъ **FFEE** т. е. красное нормальное растеніе.
2. Половая ♀ клѣтка **FE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **Fe** и дастъ индивидъ **FFEe** т. е. красное нормальное растеніе.
3. Половая ♀ клѣтка **FE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fE** и дастъ индивидъ **FfEE** т. е. блѣдпокрасное нормальное растеніе.
4. Половая ♀ клѣтка **FE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fe** и дастъ индивидъ **FfEe** т. е. блѣднокрасное нормальное растеніе.

5. Половая ♀ клѣтка **Fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **FE** и дастъ индивидъ **FFEe** т. е. красное нормальное растеніе.
6. Половая ♀ клѣтка **Fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **Fe** и дастъ индивидъ **FFee** т. е. красное пелорическое растеніе.
7. Половая ♀ клѣтка **Fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fE** и дастъ индивидъ **FfEe** т. е. блѣдпокрасное нормальное растеніе.
8. Половая ♀ клѣтка **Fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fe** и дастъ индивидъ **Ffee** т. е. блѣдпокрасное пелорическое растеніе.

9. Половая ♀ клѣтка **fE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **FE** и дастъ индивидъ **FfEE** т. е. блѣдпокрасное нормальное растеніе.
10. Половая ♀ клѣтка **fE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **Fe** и дастъ индивидъ **FfEe** т. е. блѣднокрасное нормальное растеніе.
11. Половая ♀ клѣтка **fE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fE** и дастъ индивидъ **ffEE** т. е. кремовое нормальное растеніе.
12. Половая ♀ клѣтка **fE** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fe** и дастъ индивидъ **ffEe** т. е. кремовое нормальное растеніе.

13. Половая ♀ клѣтка **fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **FE** и дастъ индивидъ **FfEe** т. е. блѣдно-красное нормальное растеніе.
14. Половая ♀ клѣтка **fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **Fe** и дастъ индивидъ **Ffee** т. е. блѣдно-красное пелорическое растеніе.
15. Половая ♀ клѣтка **fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fE** и дастъ индивидъ **ffEe** т. е. кремовое нормальное растеніе.
16. Половая ♀ клѣтка **fe** можетъ встрѣтить половую ♂ клѣтку **fe** и дастъ индивидъ **ffee** т. е. кремовое пелорическое растеніе.

Въ видѣ схемы, часто примѣняемой для иллюстраціи такого рода опытовъ, это расщепленіе и комбинированіе признаковъ можно представить слѣдующимъ образомъ:

	FFee красное пелорическое.		ffEE кремовое норм.	P_1
		FfEe блѣдно-красное норм.		F_1
	FE	Fe	fE	fe	Половыя клѣтки растеній F_1.

1) FFEE красное норм.	2) FFEe красное норм.	3) FfEE блѣдно-красн. норм.	4) FfEe блѣдно-красн. норм.	Возможныя комбинаціи этихъ половыхъ клѣтокъ, т. е. возможныя категоріи растеній F_2.
5) FFeE красное норм.	6) FFee красное пелорич.	7) FfeE блѣдно-красн. норм.	8) Ffee блѣдно-красн. пелор.	
9) fFEE блѣдно-красн. норм.	10) fFEe блѣдно-красн. норм.	11) ffEE крем. норм.	12) ffEe крем. норм.	
13) fFeE блѣдно-красн. норм.	14) fFee блѣдно-красн. пелор.	15) ffeE крем. норм.	16) ffee крем. пелор.	

Разсмотрѣніе этой схемы показываетъ, что изъ 16 возможныхъ комбинацій:

{ три (1, 2, 5) растенія должны быть съ красными норм. цвѣтами,
{ шесть (3, 4, 7, 9, 10, 13) растеній должны быть съ блѣдно-красными нормальными цвѣтами,

{ одно (6) растеніе должно быть съ краснымъ пелорическ. цвѣткомъ,
{ два (8, 14) растенія должны быть съ блѣдно-красными пелорическими цвѣтами,

три (11, 12, 15) растенія должны быть съ кремовыми нормальными цвѣтами,

одно (16) растеніе должно быть съ кремов. пелорическ. цвѣткомъ.

Если мы не сможемъ различать красныхъ и блѣдно-красныхъ индивидовъ, и будемъ считать ихъ вмѣстѣ, то найдемъ, что

9 категорій будутъ красными нормальными (о б а признака въ доминирующей формѣ),

3 категоріи будутъ красными пелорическими (лишь о д и н ъ признакъ въ доминирующей формѣ),

3 категоріи будутъ кремовыми нормальными (лишь о д и н ъ признакъ въ доминирующей формѣ),

1 категорія будетъ кремовой пелорической (н и о д н о г о признака въ доминирующей формѣ).

Такъ какъ всѣ комбинаціи обладаютъ одинаковой степенью вѣроятности, то теоретически надо ожидать, что изъ растеній F_2 такого скрещиванія получится:

$^3/_{16}$ красныхъ нормальныхъ
$^6/_{16}$ блѣдно-красныхъ нормальныхъ
$^1/_{16}$ красныхъ пелорическихъ
$^2/_{16}$ блѣдно-красныхъ пелорическихъ
$^3/_{16}$ кремовыхъ нормальныхъ
$^1/_{16}$ кремовыхъ пелорическихъ.

Если мы сравнимъ съ этимъ числа, найденныя въ опытѣ, то замѣтимъ значительное приближеніе первыхъ къ послѣднимъ:

		Теорет. вычислено.	Найдено.
красныхъ нормальныхъ	(3)	**43**,875	**39**
блѣдно-красныхъ нормальныхъ	(6)	**87**,750	**94**
красныхъ пелорическихъ	(1)	**14**,625	**15**
блѣдно-красныхъ пелорическихъ	(2)	**29**,250	**28**
кремовыхъ нормальныхъ	(3)	**43**,875	**45**
кремовыхъ пелорическихъ	(1)	**14**,625	**13**
	Итого	**234**,000	**234**

По теоріи далѣе слѣдуетъ ожидать, что $^1/_3$ каждой нормально цвѣтущей категоріи будетъ далѣе константна, а именно всѣ индивиды изъ категоріи **EE** (№ 1, 3, 9, 11), затѣмъ $^2/_3$ всѣхъ индивидовъ изъ категоріи **Ee** (№ 2, 4, 5, 7, 10, 12, 13, 15) должны менделировать въ отношеніи: $^1/_4$ нормальныхъ, $^3/_4$ пелорическихъ растеній. Этотъ теоретическій постулатъ оправдывается опытомъ. Во всѣхъ такихъ скрещиваніяхъ дѣйствительно оказывается соотвѣтственная часть нормальныхъ растеній F_2 (которыя, впрочемъ, въ большинствѣ случаевъ замѣтны и на глазъ, благодаря нѣсколько меньшей верхней губѣ) типа **Ee**, т. е. расщепляется на нормальные и пелорическіе индивиды.

Если мы и этотъ опытъ представимъ въ формѣ родословнаго дерева, то получимъ:

Красный пелорическій × кремовый нормальный . . . . . P_1
блѣднокрасный нормальный. . . . . F_1

Красн. норм. $^3/_{16}$	Блѣднокрасн. норм. $^6/_{16}$	Красн. пелорич. $^1/_{16}$	Блѣднокрасн. пелорич. $^2/_{16}$	Кремов. норм. $^3/_{16}$	Кремов. пелорич. $^1/_{16}$	F_2
Одна часть (категорія 1) остается постоян. красн. нормальной, двѣ части (категоріи 2,5) расщепляются на 3 красн. норм.: 1 красн. пелорич.	Двѣ части (категоріи 3,9) расщепляются на $^1/_4$ кремов. норм., $^2/_4$ блѣднокрасн. норм., $^1/_4$ красн. норм.; четыре части (категоріи 4, 7, 10, 13) расщепляются далѣе въ точности, какъ первоначальная помѣсь на: $^3/_{16}$ красн. норм., $^6/_{16}$ блѣднокрасн. норм., $^1/_{16}$ красн. пелорич., $^2/_{16}$ блѣднокрасн. пелорич., $^3/_{16}$ кремов. норм., $^1/_{16}$ кремов. пелорич.	Далѣе вполнѣ постоянна.	Расщепляется на $^1/_4$ кремов. пелорич., $^2/_4$ блѣднокрасныхъ пелорич., $^1/_4$ красныхъ пелорич.	Двѣ части (категоріи 12, 15) расщепляются далѣе на $^1/_4$ кремов. пелорич.: $^3/_4$ кремов. норм., одна часть (категорія 11) остается постоянной.	Остается постоянной.	

Мы видимъ, такимъ образомъ, что различные признаки, которыми отличаются другъ отъ друга обѣ первоначально скрещенныя расы, въ гаметахъ помѣси совершенно **независимо другъ отъ друга** распредѣляются, или, какъ принято говорить, „менде-

лируютъ“, независимо другъ отъ друга. Этотъ **законъ самостоятельности признаковъ**, на ряду съ правиломъ расщепленія, является важнѣйшимъ основаніемъ экспериментальнаго изученія наслѣдственности. Законъ этотъ былъ найденъ и выясненъ съ поразительной точностью уже Менделемъ.

Знаніе этого закона имѣетъ большое практическое значеніе въ особенности для селекціи растеній и животныхъ. Если мы допустимъ, что пелорическая форма цвѣтка и кремовая окраска представляютъ собою желательныя для насъ цѣнныя его качества, но что такая раса, которая совмѣщаетъ эти признаки не существуетъ, существуютъ же лишь двѣ другія расы: кремовая нормальная и красная пелорическая, которыя, такимъ образомъ обнаруживаютъ лишь одно изъ обоихъ желательныхъ качествъ, то какъ показываетъ намъ **таблица LXXIV**, нужно лишь скрестить обѣ расы, чтобы получить во второмъ поколѣніи индивиды F_2, соединяющіе въ себѣ оба эти качества и константно передающіе ихъ во всемъ своемъ потомствѣ.

Мы можемъ, разумѣется, скрещивать также родни, которыя отличаются другъ отъ друга еще въ большемъ количествѣ признаковъ. Такъ, напр., мы могли-бы предпринять скрещиваніе кремовыхъ, нормальныхъ, высокорослыхъ особей львинаго зѣва **(рис. 16 b)** съ красными, пелорическими, низкорослыми **(рис. 16 a)**. F_1 было-бы тогда краснымъ, нормальнымъ и высокорослымъ. Мы видимъ, такимъ образомъ, что и высокій ростъ „доминируетъ“ надъ низкимъ ростомъ. Если обозначить гамету, передающую признакъ — высокій ростъ, черезъ **X**, гаметы-же, передающія признакъ — низкій ростъ, черезъ **x** и сохранить для формы и цвѣта вѣнчика обозначенія, употребленныя въ предыдущихъ примѣрахъ, то формула кремовой, нормальной, высокой расы будетъ — **ffEEXX**, а красной, пелорической, низкой расы **FFeexx**. Помѣсь будетъ тогда имѣть формулу **FfEeXx** и въ формѣ схемы весь опытъ скрещиванія представится такъ:

ffEEXX кремовая нормальная высокая.		FFeexx красная пелорич. низкая.	. . . . . P_1
	FfEeXx блѣдно-красн. норм. высокія.		. . . . . F_1

FEX	FEx	FeX	Fex	fEX	fEx	feX	fex

Объясненіе таблицы LXXIV (рис. 389).

Antirrhinum majus L. Садовый львиный зѣвъ.

P_1 Парiетальное или родительское поколѣніе (исходныя особи).

Фиг. 1. Нормальная кремовая раса *(1)*.

Фиг. 2. Пелорическая красная раса *(1)*.

F_1 Первое гетерозиготное поколѣніе продукта скрещиванія нормальной кремовой (фиг. 1) и пелорической красной (фиг. 2) расъ (гибридъ).

Фиг. 3. Гетерозиготная особь (блѣднокрасная нормальная — *1*).

F_2 Второе расщепляющееся поколѣніе (потомство гибрида).

Фиг. 4. Красныя гомозиготныя, нормальныя гомозиготная *(1)* и гетерозиготныя особи *(2)*.

Фиг. 5. Блѣднокрасныя гетерозиготныя, нормальныя гомозиготныя *(2)* и гетерозиготныя особи *(4)*.

Фиг. 6. Красная пелорическая гомозиготная особь *(1)*.

Фиг. 7. Блѣднокрасныя гетерозиготныя, пелорическія гомозиготныя особи *(2)*.

Фиг. 8. Кремовыя гомозиготныя, нормальныя гомозиготная *(1)* и гетерозиготныя особи *(2)*.

Фиг. 9. Кремовая пелорическая гомозиготная особь *(1)*.

„Труды Бюро“ VI (1913).
„Bull. f. angew. Bot.“ VI (1913).

Antirrhinum majus L. (рис. 389).

FFEEXX красный норм. высокій.	FFEEXx красный норм. высокій.	FFEeXX красный норм. высокій.	FFEeXx красный норм. высокій.	FfEEXX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfEEXx блѣдно-красн. норм. высокій.	FfEeXX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfEeXx блѣдно-красн. норм. высокій.
FFEExX красный норм. высокій.	FFEExx красный норм. низкій.	FFEexX красный норм. высокій.	FFExxx красный норм. низкій.	FfEExX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfEExx блѣдно-красн. норм. низкій.	FfEexX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfExxx блѣдно-красн. норм. низкій.
FFeEXX красный норм. высокій.	FFeEXx красный норм. высокій.	FFeeXX красный пелорич. высокій.	FFeeXx красный пелорич. высокій.	FfeEXX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfeEXx блѣдно-красный норм. высокій.	FfeeXX блѣдно-красный пелорич. высокій.	FfeeXx блѣдно-красн. пелор. высокій.
FFeExX красный норм. высокій.	FFeExx красный норм. низкій.	FFeexX красный пелорич. высокій.	FFeexx красный пелорич. низкій.	FfeExX блѣдно-красн. норм. высокій.	FfeExx блѣдно-красн. норм. низкій.	FfeexX блѣдно-красн. пелор. высокій.	Ffeexx блѣдно-красн. пелор. низкій.
fFEEXX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFEEXx блѣдно-красн. норм. высокій.	fFEeXX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFEeXx блѣдно-красн. норм высокій.	f'f'EEXX кремовый норм. высокій.	f'f'EEXx кремовый норм. высокій.	f'f'EeXX кремовый норм. высокій.	f'f'EeXx кремовый норм. высокій.
fFEExX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFEExx блѣдно-красн. норм. низкій.	fFEexX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFExxx блѣдно-красн. норм. низкій.	f'f'EExX кремовый норм. высокій.	f'f'EExx кремовый норм. низкій.	f'f'EexX кремовый норм. высокій.	f'f'Exxx кремовый норм. низкій.
fFeEXX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFeEXx блѣдно-красн. норм. высокій.	fFeeXX блѣдно-красн. пелорич. высокій.	fFeeXx блѣдно-красн. пелорич. высокій.	f'f'eEXX кремовый норм. высокій.	f'f'eEXx кремовый норм. высокій.	f'f'eeXX кремовый пелорич. высокій.	f'f'eeXx кремовый пелорич. высокій.
fFeExX блѣдно-красн. норм. высокій.	fFeExx блѣдно-красн. норм. низкій.	fFeexX блѣдно-красн. пелор. высокій.	fFeexx блѣдно-красн. нелор. низкій.	f'f'eExX кремовый норм. высокій.	f'f'eExx кремовый норм. низкій.	f'f'eexX кремовый пелорич. высокій.	f'f'eexx кремовый пелорич. низкій.

F_2

Полагаю, что нѣтъ никакой надобности входить глубже въ детали. Мы видимъ, что здѣсь помѣсь образуетъ 8 различныхъ типовъ гаметъ, которыя въ F_2 даютъ возможность образованія 64 комбинацій.

Если въ такомъ случаѣ имѣется полное или почти полное доминированіе одного признака надъ другимъ, или лучше сказать, если мы не сможемъ различать гетерозиготныхъ и гомозиготныхъ особей по внѣшнему виду, то эти 64 комбинаціи распредѣляются такъ:

27 будутъ обнаруживать всѣ **три** признака въ доминирующей формѣ: будутъ выглядѣть красными, нормальными, высокими.
9 будутъ обнаруживать лишь **два** признака — красный и нормальный въ доминирующей формѣ.
9 будутъ обнаруживать лишь **два** признака — красный и высокій въ доминирующей формѣ.
9 будутъ обнаруживать лишь **два** признака — нормальный и высокій въ доминирующей формѣ.
3 будутъ обнаруживать лишь **одинъ** признакъ — красный въ доминирующей формѣ.
3 будутъ обнаруживать лишь **одинъ** признакъ — нормальный въ доминирующей формѣ.
3 будутъ обнаруживать лишь **одинъ** признакъ — высокій въ доминирующей формѣ.
1 не обнаружитъ **ни одного** доминирующаго признака.

Если скрещиваются родни, которыя отличаются другъ отъ друга еще въ большемъ количествѣ признаковъ, то законы

Число признаковъ, по отношенію къ которымъ родители P_1 гетерозиготны.	Число различн. видовъ гаметъ, которыя образуются въ F_1.	Число возможныхъ комбинацій гаметъ = число внутренне различныхъ категорій индивидовъ F_2.	Максимальное число внѣшне различныхъ категорій индивидовъ F_2, если вездѣ полное доминированіе.	Внѣшне различныя категоріи индивидовъ F_2 въ случаѣ полнаго доминированія представленныхъ числами особей, которыя находятся другъ къ другу въ слѣдующемъ отношеніи. [Если одно внѣшнее качество зависитъ отъ многихъ гетерозиготно встрѣчающихся признаковъ (сравн. лекц. V), то получаются другіе численные ряды, но во всякомъ случаѣ выводимые изъ слѣдующихъ ниже].
1.	$2^1 = 2$	$(2^1)^2 = 4$	$2^1 = 2$	3 : 1 1 1
2.	$2^2 = 4$	$(2^2)^2 = 16$	$2^2 = 4$	9 : 3 : 3 : 1 1 2 1
3.	$2^3 = 8$	$(2^3)^2 = 64$	$2^3 = 8$	27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 1 3 3 1
4.	$2^4 = 16$	$(2^4)^2 = 256$	$2^4 = 16$	81 : 27 : 27 : 27 : 27 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1 1 4 6 4 1
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$3^n : 3^{n-1} : 3^{n-1} : 3^{n-1} \ldots : 3^{n-2} : 3^{n-2} : 3^{n-2} \ldots$ и т. д. 1..и т. д. = коэффиціенты бинома $(a+a)^n$ ...1

остаются тѣ-же. Разсматривать это въ деталяхъ излишне. Только что приведенная таблица (стр. 76) показываетъ безъ дальнѣйшихъ разъясненій, какія числовыя отношенія и какая общая формула безъ труда могутъ быть выведены для любого числа — n — признаковъ.

Если кому-либо бросилось въ глаза, что большинство до сихъ поръ разсмотрѣнныхъ примѣровъ наслѣдованія признаковъ по законамъ расщепленія касалось окраски, то это происходитъ лишь оттого, что обыкновенно различія въ окраскѣ гораздо легче могутъ быть прослѣжены въ опытахъ, чѣмъ другіе признаки, а никакъ не потому, чтобы законы расщепленія были примѣнимы лишь въ отношеніи наслѣдованія окраски. Вполнѣ естественно, что при опытахъ подобнаго рода обращали вниманіе на тѣ признаки, которые легко отличимы и бросаются въ глаза. Насколько легко прослѣдить расщепленіе въ F_2 при скрещиваніи краснаго и бѣлаго львинаго зѣва, настолько затруднительно установить расщепленіе, напр., при скрещиваніи расы, способной давать потомство при самоопыленіи и расы, не способной къ этому, такъ какъ этотъ признакъ нельзя видѣть непосредственно, а нужно провѣрить опытомъ на растеніяхъ F_2 отдѣльно для каждаго индивида. Поэтому, исчисленіе поколѣнія F_2 будетъ огромной работой, если изслѣдуется наслѣдственность признаковъ подобнаго рода.

Ясно отсюда, что лишь ради удобства экспериментировали такъ много, главнымъ образомъ, съ цвѣтовыми расами. Законы-же расщепленія такъ-же примѣнимы и ко всѣмъ другимъ признакамъ, какъ и къ признакамъ окраски.

Лекція V.

Усложненіе явленій расщепленія. — Скрещиваніе расъ, обнаруживающихъ трангредирующія модификаціи. — Эпистазія и гипостазія. — Зависимость одного, повидимому, простого признака, отъ многихъ „наслѣдственныхъ факторовъ". — Гибридный атавизмъ.

Во всѣхъ разобранныхъ нами примѣрахъ скрещиванія расъ, различающихся между собою многими признаками, тѣ соотношенія, которыя насъ интересовали, были просты и достаточно ясны. Однако такъ просто дѣло обстоитъ далеко не всегда; послѣднее скорѣе является лишь въ видѣ исключенія. Чтобы уяснить себѣ одно изъ усложненій, весьма часто встрѣчающееся, мы должны возвратиться назадъ къ тому, что уже разсмотрѣли въ лекціи III. Тамъ мы уже слышали, что у фасоли имѣются многочисленныя мельчайшія систематическія единицы, которыя отличаются другъ отъ друга лишь величиною своихъ сѣмянъ. Такъ, Іоганнсену (Johannsen'у, 189) удалось изолировать изъ фасоли „Принцесса" многочисленныя константныя чистыя линіи". Одна изъ такихъ чистыхъ линій характеризовалась тѣмъ, что ея мельчайшія сѣмена вѣсили 30—40 сгр., тогда какъ крупнѣйшія изъ нихъ вѣсили 85—90 сгр., средняя-же величина колебалась приблизительно между 60 и 75 сгр.

Другая такая линія обладала нѣсколько иною модификаціонною кривою: мельчайшее сѣмя вѣсило 20—25 сгр., самое крупное 60—65 сгр., а среднее — между 40—50 сгр. Объ эти расы обнаруживаютъ, такимъ образомъ, трансгрессію кривыхъ своихъ модификацій. Точно такъ же ведутъ себя и нѣкоторыя расы львинаго зѣва, отличающіяся другъ отъ друга окраской вѣнчика. Такъ, имѣется раса, которая при хорошемъ освѣщеніи и при благопріятныхъ условіяхъ питанія обладаетъ „чернокрасной" окраской вѣнчика, какъ изображено на **табл. LXXV, фиг. 10.** Окраска эта, однако, очень сильно модифицируется, напр., подъ вліяніемъ свѣта; у тѣневыхъ растеній

цвѣты гораздо блѣдиѣе, такъ что при случаѣ они могутъ выглядѣть точно также, какъ цвѣты другой „красной“ расы, изображенной на **табл. LXXV, фиг. 7.** Поэтому, особи красной родни, вѣнчики которыхъ модифицированы въ окраскѣ въ сторону большей интенсивности окрашиванія, не всегда внѣшне отличимы отъ особей чернокрасной родни, модифицированныхъ въ сторону ослабленія окраски.

Если теперь произвести скрещиваніе этихъ чернокрасной и красной родни, то растенія F_1 обнаружатъ окраску приблизительно среднюю между родительскими типами, пожалуй, съ нѣкоторымъ уклономъ къ чернокрасному. Особи, особенно хорошо освѣщенныя и особенно хорошо питавшіяся, будутъ почти столь-же темны, какъ и типическія гомозиготныя чернокрасныя растенія, нѣсколько же затѣненные индивиды — также красны, какъ и гомозиготные красные родители.

F_2 данной помѣси должно содержать, согласно теоріи, $^1/_4$ гомозиготныхъ чернокрасныхъ индивидовъ, $^1/_4$ гомозиготныхъ красныхъ и $^2/_4$ гетерозиготныхъ, однако, сдѣлать фактическій подсчетъ въ этомъ случаѣ совершенно невозможно, потому что, какъ сказано, модификаціонныя кривыя этихъ трехъ категорій заходятъ одна въ предѣлы другой. Разумѣется, можно различить отдѣльные индивиды, которые обнаруживаютъ въ такой степени темную чернокрасную окраску, какая свойственна лишь гомозиготной „чернокрасной“ роднѣ, можно также различить и другія растенія, которыя настолько свѣтлокрасны, что они, навѣрно, принадлежатъ къ гомозиготнымъ „краснымъ“ растеніямъ, но тѣмъ не менѣе у огромнаго большинства растеній нельзя отличить съ внѣшней стороны, къ которой изъ этихъ трехъ теоретически различныхъ категорій они принадлежатъ. Лишь анализъ слѣдующаго поколѣнія F_3 покажетъ въ этомъ случаѣ, что и здѣсь имѣетъ мѣсто вполнѣ правильное расщепленіе. На практикѣ нужно взять безъ выбора извѣстное число индивидовъ F_2, скажемъ 40, собрать сѣмена, полученныя путемъ самооплодотворенія и вырастить поколѣніе каждаго изъ этихъ 40 растеній на отдѣльной грядкѣ. Тогда мы найдемъ, что приблизительно 10 грядокъ будутъ выглядѣть также, какъ грядки чистой „красной“ расы, другія 10 грядокъ, какъ грядки чистой „чернокрасной“, а 20 грядокъ будутъ имѣть видъ поколѣнія F_1 этой помѣси. Другими словами, можно, такимъ образомъ, и здѣсь установить — конечно, лишь путемъ очень обстоятельнаго анализа поколѣнія F_3, — что изъ растеній F_2 $^1/_4$ особей будутъ

гомозиготными чернокрасными, $^1/_4$ гомозиготными красными, а $^2/_4$ гетерозиготными, что и слѣдовало ожидать на основаніи ученія о расщепленіи.

Подобное явленіе не представляется рѣдкостью, а потому анализъ результатовъ гибридизаціи часто сильно затрудняется, именно благодаря этому явленію.

Въ опытѣ Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle, 265, стр. 25) мы познакомимся съ другимъ, часто встрѣчающимся усложненіемъ. Нильссонъ-Эле (Nilsson-Ehle) скрещивалъ константный черный сортъ овса съ константнымъ бѣлымъ.

F_1 было почти такимъ-же черным, какъ и черная родительская родня, слѣдовательно, обнаружилось почти полное доминированіе черной окраски. Можно было-бы поэтому ожидать, что F_2 будетъ состоять изъ $^3/_4$ черныхъ растеній и изъ $^1/_4$ бѣлыхъ. На самомъ дѣлѣ же оказалось, что изъ 560 растеній F_2, которыя были выращены въ этомъ опытѣ, 418 были черными, 106 **сѣрыми** и 36 бѣлыми.

Съ перваго взгляда можетъ показаться, что здѣсь мы имѣемъ принципіально иной способъ наслѣдованія, чѣмъ въ прежнихъ примѣрахъ. Однако и здѣсь происходитъ вполнѣ правильное менделированіе. Дѣло заключается лишь въ томъ, что данный черный овесъ имѣетъ въ извѣстномъ смыслѣ какъ-бы двойную окраску, а именно онъ черный, но кромѣ того содержитъ еще также и сѣрую окраску. На черной родинѣ замѣтить это невозможно, такъ какъ черная окраска вполнѣ прикрываетъ сѣрую. Слѣдовательно, черная раса овса отличается отъ бѣлой въ двухъ признакахъ, а не въ одномъ только. Если мы обозначимъ принятымъ нами способомъ „способность къ образованію черной окраски“ черезъ **S**, „отсутствіе этой способности“ черезъ **s**, а „способность къ образованію сѣрой окраски“ черезъ **G** и отсутствіе — черезъ **g**, то черная раса должна получить обозначеніе въ видѣ формулы — **SSGG**, а бѣлая — **ssgg**. Помѣсь будетъ тогда, конечно, **SsGg** и такая помѣсь образуетъ согласно тому, что мы слышали въ послѣдней лекціи, четыре категоріи различнаго рода половыхъ клѣтокъ, а именно **SG**, **Sg**, **sG** и **sg**.

Послѣ самооплодотворенія эта помѣсь (притомъ овесъ въ естественныхъ условіяхъ почти исключительно автогаменъ) можетъ дать 16 комбинацій. Въ слѣдующей таблицѣ сопоставлены возможныя комбинаціи гаметъ и внѣшній видъ получаемыхъ изъ нихъ растеній.

Яйце-клѣтка.		Пыльцевое зерно.			
SG	×	SG	=	черный	овесъ
SG	×	Sg	=	„	„
SG	×	sG	=	„	„
SG	×	sg	=	„	„
Sg	×	SG	=	„	„
Sg	×	Sg	=	„	„
Sg	×	sG	=	„	„
Sg	×	sg	=	„	„

Яйце-клѣтка.		Пыльцевое зерно.			
sG	×	SG	=	черный	овесъ
sG	×	Sg	=	„	„
sG	×	sG	=	сѣрый	„
sG	×	sg	=	„	„
sg	×	SG	=	черный	„
sg	×	Sg	=	„	„
sg	×	sG	=	сѣрый	„
sg	×	sg	=	бѣлый	„

Теоретически, слѣдовательно, можно ожидать, что въ поколѣніи F_2 12 частей должны быть черными, 3 части сѣрыми и 1 часть бѣлой.

Числа найденныя изъ опыта дѣйствительно почти въ точности обнаруживаютъ это теоретически найденное отношеніе 12 : 3 : 1.

	Найденныя числа:	теоретическія числа	теоретическ. отношеніе **12:3:1**, вычисленное для суммы 560.
Черныхъ	418	12	420
Сѣрыхъ	106	3	105
Бѣлыхъ	36	1	35
	Итого 560		Итого 560

Такимъ образомъ, и здѣсь обнаружено вполнѣ правильное менделированіе, но не одного признака, а двухъ. Такое явленіе, когда одинъ признакъ (какъ здѣсь признакъ — черная окраска) скрываетъ другой (здѣсь признакъ — сѣрая окраска), встрѣчается весьма часто.

Въ такихъ случаяхъ говорятъ, что одинъ признакъ (здѣсь черная окраска) „эпистатиченъ“ по отношеніи къ другому (здѣсь сѣрая окраска), „гипостатическому“. Я не буду употреблять эти выраженія, но привожу ихъ, такъ какъ они часто встрѣчаются въ литературѣ.

Другой примѣръ гибридизаціи львинаго зѣва познакомитъ насъ еще съ однимъ видомъ усложненій, проявляющихся въ F_2, гдѣ наблюдается, какъ бы уклоненіе отъ закона Менделя.

Скрестимъ, напр., экземпляръ львинаго зѣва, цвѣтущій желтыми цвѣтами, какъ на **табл. LXXV, фиг. 2.** съ другимъ, цвѣтущимъ красными цвѣтами, какъ на **табл. LXXV, фиг. 7.** Тогда растенія F_1 будутъ блѣднокрасныя, какъ растеніе F_1 на **табл. LXXIII.**

На основаніи того, что мы до сихъ поръ слыхали, можно было-бы теперь ожидать, что F_2 будетъ состоять изъ: 1 части красныхъ: 2 частей блѣднокрасныхъ: 1 части желтыхъ растеній, или, если мы не сможемъ отличить красныхъ отъ блѣднокрасныхъ, то изъ 3 частей красныхъ: 1 части желтыхъ. На самомъ же дѣлѣ F_2 состоитъ изъ красныхъ, желтокрасныхъ, кремовыхъ и желтыхъ растеній. Красныя и желтокрасныя при этомъ частью блѣднокрасныя, частью типически красныя. Какъ же понимать такой ходъ расщепленія? Эмпирически добытыя числовыя отношенія, въ которыхъ находятся 4 указанныхъ категорій окрасокъ, безъ сомнѣнія таковы:

9 красныхъ и блѣднокрасныхъ,
3 желтокрасныхъ и блѣдножелтокрасныхъ,
3 кремовыхъ,
1 желтый.

Въ одномъ изъ опытовъ такого рода я получилъ, напр. (посѣвъ 428, 1910):

	Найдены:	Теоретически должно быть:
Красныхъ и блѣднокрасныхъ	107	110,25(9)
Желтокрасныхъ и блѣдножелтокрасныхъ .	38	36,75(3)
Кремовыхъ	37	36,75(3)
Желтыхъ	14	12,25(1)
	196	196,00

Взглядъ, брошенный на приложенныя теоретическія числа, которыя въ точности представляютъ отношеніе 9 : 3 : 3 : 1 для суммы 196, показываетъ, что и здѣсь имѣетъ мѣсто отношеніе 9 : 3 : 3 : 1.

Этотъ рядъ чиселъ 9 : 3 : 3 : 1 типиченъ, какъ видно изъ таблицы на стр. 76, для скрещиваній расъ, которыя отличаются другъ отъ друга въ д в у х ъ независимо менделирующихъ признакахъ. Именно двумя такими независимо менделирующими признаками отличаются другъ отъ друга желтая и красная расы нашего опыта. Оба признака, которые мы обозначимъ буквами, суть слѣдующіе:

F — способность къ образованію красной окраски,
f — отсутствіе этой способности,

C — способность къ превращенію желтой основной окраски въ кремовую,

c — отсутствіе этой способности.

Желтое растеніе имѣетъ формулу **ffcc**, т. е., не обладаетъ этими обѣими способностями, красное — **FFCC**. Формула ихъ гибрида **FfCc**; этотъ гибридъ образуетъ гаметы формулъ: **FC, Fc, fC, fc** и слѣдующія ихъ комбинаціи въ F_2:

FFCC красн.	FFCc красн.	FfCC блѣдно-красн.	FfCc блѣдно-красн.
FFcC красн.	FFcc желтокрасн.	FfcC блѣдно-красн.	Ffcc блѣдно-желтокрасн.
fFCC блѣдно-красн.	fFCc блѣдно-красн.	ffCC кремов.	ffCc кремов.
fFcC блѣдно-красн.	fFcc блѣдно-желтокрасн.	ffcC кремов.	ffcc желт.

Согласно этому, для F_2 теоретически нужно ожидать слѣдующее соотношеніе: **3** красныхъ, **6** блѣднокрасныхъ, **1** желтокрасную, **2** блѣдножелтокрасныхъ, **3** кремовыхъ, **1** желтую или, считая вмѣстѣ красныя и блѣднокрасныя: **9** красныхъ и блѣдно-красныхъ, **3** желтокрасныхъ и блѣдножелтокрасныхъ, **3** кремовыхъ. **1** желтую категорію. Найденное въ опытѣ соотношеніе почти точно отвѣчаетъ этому.

Опять, слѣдовательно, имѣемъ случай, гдѣ одинъ внѣшній признакъ (красная окраска цвѣтка) зависитъ не отъ одного, а отъ двухъ менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Это явленіе наблюдается очень часто, если экспериментировать въ крупномъ масштабѣ съ какимъ-либо видомъ растенія или животнаго.

Этимъ путемъ весьма скоро удается установить строгое различіе между внутренними свойствами, менделирующими, какъ наслѣдственные факторы и внѣшними признаками, познаваемыми нашими внѣшними чувствами.

Это внутреннее свойство, нѣчто прямо недоступное нашему познанію, свойство, менделирующее, какъ нѣчто самостоятельное, какъ особая единица, обозначаютъ въ настоящее время терминами: **генъ, наслѣдственная единица, факторъ** и т. д. Слѣдовательно, „способность къ образованію красной окраски“ или „способность къ превращенію желтой окраски въ кремовую“ и т. д. — называютъ наслѣдственными единицами, генами, факторами и т. д.

Выясненіе того, что **внѣшніе признаки** организмовъ, какъ-то окраска, форма и т. д. **и менделирующіе наслѣдуемые факторы**—двѣ совершенно различныя вещи, является необходимой первой ступенью для пониманія результатовъ болѣе сложныхъ опытовъ, которые займутъ дальше наше вниманіе.

Опыты показали, что скрещиваніе константныхъ свѣтлоокрашенныхъ, допустимъ, бѣлоцвѣтущихъ расъ, различныхъ растеній, хотя бы гороха, испанской вики и другихъ, давало красное F_1 и, что поколѣніе F_2, полученное черезъ самооплодотвореніе такихъ F_1 растеній, состояло изъ 9 частей красныхъ и 7 частей бѣлыхъ растеній. Корренсъ (Correns, 70) былъ первый, точно установившій такого рода случай у *Mirabilis Jalapa*, „ночной красавицы“. Независимо отъ него и почти одновременно подобные случаи были изучены Чермакомъ (Tschermak'омъ, 379), Кюно (Cuénot, 94), Бетсономъ (Bateson'омъ, 14) и др.

Чтобы остаться при нашемъ старомъ примѣрѣ, разберемъ такой случай снова на львиномъ зѣвѣ, гдѣ отношенія эти уже достаточно выяснены.

Мы уже слыхали, что, кромѣ кремовыхъ расъ садоваго львинаго зѣва, *Antirrhinum majus*, имѣются еще чисто бѣлыя расы съ вполнѣ бѣлыми цвѣтами, безъ всякаго слѣда желтизны **(табл. LXXV, фиг. 1)**.

Среди этихъ бѣлыхъ расъ имѣются такія, которыя, при скрещиваніи съ любымъ кремовымъ растеніемъ, даютъ блѣднокрасное поколѣніе F_1; F_2 — же состоитъ изъ красныхъ, блѣднокрасныхъ, кремовыхъ и бѣлыхъ растеній, въ отношеніи 3 красныхъ: 6 блѣднокрасныхъ: 3 кремовыхъ: 4 бѣлыхъ **(табл. LXXVI)**.

Я лично получилъ, напр., въ конкретномъ случаѣ въ F_2 слѣдующее расщепленіе:

красныхъ	137
блѣднокрасныхъ	278
кремовыхъ	130
бѣлыхъ	137.

Хотя, какъ видимъ, отношеніе, не вполнѣ отвѣчаетъ ряду: 3 : 6 : 3 : 4, а приблизительно 3 : 6 : 3 : 3, но нужно принять во вниманіе, что здѣсь первоначально бѣлыхъ растеній было больше; такъ какъ, однако, растенія эти чувствительнѣе ко всякаго рода вреднымъ вліяніямъ, то они погибаютъ передъ цвѣтеніемъ въ бо́льшемъ количествѣ, чѣмъ особи окрашенныя. Слѣдовательно, въ дѣйствительности и здѣсь вначалѣ отношеніе было почти въ точности 3 : 6 : 3 : 4.

Это своеобразное расщепленіе въ F_2 происходитъ оттого, что наслѣдуемая единица отличія **F** (способность къ образованію красной окраски) можетъ проявиться внѣшне, т. е. вызвать красную окраску, лишь въ тѣхъ особяхъ, которыя содержатъ еще другой, независимо отъ нея менделирующій факторъ, или единицу отличія, **B**. Этотъ факторъ **B** самолично вызываетъ желтую окраску вѣнчика. Особь, лишенная этого фактора **B**, слѣдовательно, имѣющая формулу **bb**, будетъ бѣлаго цвѣта, независимо оттого, содержитъ-ли она другіе факторы для окраски цвѣтовъ или нѣтъ.

Намъ извѣстны, такимъ образомъ, слѣдующіе независимо менделирующіе факторы, вызывающіе окраску цвѣтковъ у львинаго зѣва:

B — способность къ образованію желтой окраски (и вмѣстѣ съ тѣмъ вообще основаніе для всякой окраски),
F — способность къ образованію красной окраски (дѣйствительна лишь въ присутствіи **B**),
C — способность превращать желтую окраску въ кремовую и соотвѣтственно этому — въ присутствіи фактора **F** — преобразовать желтокрасную окраску въ обыкновенную красную.

Согласно этому, растеніе формулы **BBffCC** обладаетъ кремовымъ цвѣтомъ вѣнчика, а растеніе формулы **bbFFCC** бѣлымъ цвѣтомъ.

Но если мы скрестимъ обѣ эти расы, то получимъ поколѣніе F_1 формулы **BbFfCC** съ блѣднокраснымъ вѣнчикомъ.

Такого рода растеніе **BbFfCC**, гетерозиготное въ двухъ факторахъ или единицахъ отличія, будетъ производить половыя клѣтки четырехъ родовъ, а именно: **BFC**, **BfC**, **bFC**, **bfC** и дастъ начало слѣдующимъ 16 комбинаціямъ въ F_2:

1) BBFFCC красн.	2) BBFfCC блѣдно-красн.	3) BbFFCC красн.	4) BbFfCC блѣдно-красн.
5) BBfFCC блѣдно-красн.	6) BBffCC крем.	7) BbfFCC блѣдно-красн.	8) BbffCC крем.
9) bBFFCC красн.	10) bBFfCC блѣдно-красн.	11) bbFFCC бѣлая	12) bbFfCC бѣлая
13) bBfFCC блѣдно-красн.	14) bBffCC кремов.	15) bbfFCC бѣлая.	16) bbffCC бѣлая.

Какъ показываетъ данная схема, 3 категоріи должны быть, согласно теоріи, красными, 6 блѣднокрасными, 3 кремовыми и 4 бѣлыми, что въ точности и соотвѣтствуетъ находимому въ опытахъ числовому отношенію.

Изъ той-же таблицы также легко усмотрѣть, что въ результатѣ такого скрещиванія возникаютъ **четыре** различныя категоріи бѣлыхъ растеній. Съ внѣшней стороны эти категоріи не различимы, но путемъ новыхъ скрещиваній можно доказать, что возникающія категоріи дѣйствительно различны. На схемѣ видно, напр., что среди другихъ возникаетъ также и категорія бѣлыхъ растеній (№ 16), содержащихъ въ своей формулѣ **bb** и **ff**. Отъ такихъ растеній можно ожидать (согласно съ тѣмъ, что мы слышали о наслѣдственныхъ факторахъ **B** и **F**), что они, при скрещиваніи съ кремовыми расами, въ F_1 дадутъ не красное потомство, а кремовое. Дѣйствительно, опытъ оправдываетъ этотъ теоретическій постулатъ, въ силу котораго бѣлыя растенія, внутренне совершенно отличныя отъ первоначальнаго бѣлаго растенія P_1, должны при подобномъ скрещиваніи возникнуть въ F_2. Если взять нѣкоторое количество любыхъ бѣлыхъ растеній F_2 и скрестить ихъ съ тою кремовою расою, къ которой принадлежало растеніе P_1, то въ F_1 часть растеній дастъ кремовое потомство (категорія 16), часть гомогенное блѣднокрасное (категорія 11) и, наконецъ, часть — $50^0/_0$ кремовыхъ и $50^0/_0$ блѣднокрасныхъ особей.

Для обозначенія того явленія, когда раса содержитъ извѣстные менделирующіе факторы, внѣшне не всегда обнаруживающіеся, Чермакъ (Tschermak, 379) предложилъ въ свое время терминъ криптомерія. Согласно съ этимъ, можно было-бы слѣдовательно, сказать, что бѣлыя расы *Antirrhinum* съ формулой **bbFFCC** (категорія 11) содержатъ „криптомерно“ факторъ красной окраски (**F**).

Какъ было сказано, аналогичные случаи извѣстны и у многихъ другихъ растеній и животныхъ (напр. у куръ). Такъ, извѣстно, что бѣлыя расы куръ, вполнѣ константныя при наличности подбора, при скрещиваніи даютъ потомство весьма ярко окрашенное, которое далѣе расщепляется въ отношеніи 9 окрашенныхъ: 7 бѣлыхъ.

Допуская, что пониманіе зависимости проявленія одного фактора отъ обязательнаго присутствія другого фактора можетъ встрѣтить затрудненія, можно для облегченія пониманія такъ схематизировать эту связь: красная окраска возникаетъ вслѣдствіе того, что безцвѣтная основа красящаго вещества, скажемъ лейкопластъ, вступаетъ въ соединеніе съ другимъ веществомъ, хотя-бы съ извѣстнымъ энзимомъ, причемъ „способность къ образованію лейкопласта“ и „способность къ образованію энзима“ представляютъ собою двѣ совершенно различныя вещи. Если теперь допустить, что имѣются расы, которыя, хотя и обладаютъ способностью къ образованію лейкопласта, но лишены способности къ образованію энзима, а также расы, которыя, хотя и даютъ начало энзиму, но не въ состояніи создать лейкопластъ, то ясно, что ни одна изъ этихъ расъ не сможетъ производить красной окраски; при скрещиваніи же обѣихъ расъ, тѣмъ самымъ уже соединяются въ одномъ индивидѣ **обѣ** способности, и помѣсь будетъ, слѣдовательно, способна проявить красную окраску.

Въ потомствѣ этой помѣси, т. е. въ F_2, обѣ эти способности будутъ менделировать уже независимо другъ отъ друга и тогда должны возникнуть, какъ индивиды, обладающіе обѣими способностями, такъ и индивиды, имѣющіе лишь по одной изъ нихъ и, наконецъ, индивиды, не обладающіе ни одной изъ обѣихъ способностей. Если съ самаго начала ясно представить себѣ эту или подобную картину, то все явленіе не представитъ уже собою ничего поразительнаго.

Аналогичныя явленія можно наблюдать не только при скрещиваніи расъ, обнаруживающихъ различія въ окраскѣ, но и у всевозможныхъ другихъ расъ, отличающихся любыми признаками. Такъ, напр., образованіе обыкновенной зигоморфной формы цвѣтка у *Antirrhinum* зависитъ отъ двухъ факторъ: **P** и **E**, подобно тому, какъ возникновеніе красной окраски у *Antirrhinum* зависитъ отъ того, содержатся-ли оба наслѣдственные факторы **F** и **B** въ одномъ индивидѣ или нѣтъ.

Съ однимъ изъ указанныхъ факторовъ, съ **E**, мы уже познакомились; всѣ растенія не содержащія этого фактора, слѣдовательно,

a b

Рис. 17. (393). Пелорическія расы *Antirrhinum majus*. a раса съ пелорическими и нормальными цвѣтами на одномъ и томъ-же индивидѣ: b раса лишь съ пелорическими цвѣтами.

имѣющія въ формулѣ **ee**, обладаютъ лишь радіальными пелорическими цвѣтами, представленными на **Табл. LXXIV** и на **рис. 17** b.

Необходимымъ условіемъ для вполнѣ нормальнаго цвѣтка является факторъ **P**. Растенія содержащія **E**, но лишенныя **P**, слѣдовательно, имѣющія формулу **EEpp**, несутъ на ряду съ пелорическими также и нормальные цвѣты, какъ на **рис. 17** a. Исключительно зигоморфные, нормальные цвѣты несутъ лишь тѣ индивиды, которые содержатъ какъ **E**, такъ и **P**, хотя-бы и гетерозиготно. Если у насъ есть, напр., раса формулы **EEpp** съ пелорическими и зигоморфными цвѣтами на одномъ и томъ-же индивидѣ **(рис. 17 a)** и

раса **eePP** съ исключительно — радіально пелорическими цвѣтами **(рис. 17 b)**, то, скрестивъ эти расы, мы получимъ поколѣніе F_1 формулы **EePp**, которое будетъ имѣть только лишь нормальные цвѣты. F_2 въ этомъ случаѣ должно состоять изъ:

1) растеній лишь съ нормальными,
2) „ съ нормальными и пелорическими,
3) „ лишь съ пелорическими

цвѣтами, теоретически въ отношеніи 9 : 3 : 4. Въ соотвѣтствующемъ опытѣ были найдены въ F_2:

1) растеній лишь съ нормальными цвѣтами 70
2) „ съ нормальными и пелорическими цвѣтами . . 13
3) „ лишь съ пелорическими цвѣтами 45

Числа эти очень мало согласуются съ теоретическими. Но это зависитъ несомнѣнно оттого, что обѣ послѣднія категоріи флюктуируютъ трансгредируя: плохо питавшіяся растенія второй категоріи (съ нормальными цвѣтами и пелорическими), которыя должны бы нести нормальные и пелорическіе цвѣты, образуютъ лишь пелорическіе цвѣты. Индивиды такого рода при эмпирическомъ подсчетѣ, конечно, будутъ сочтены за индивиды категоріи 3 и, какъ таковые, поставлены въ счетъ этой категоріи. Отсюда получается, что въ опытѣ категорія 2 содержитъ слишкомъ мало индивидовъ, тогда какъ категорія 3 слишкомъ много. Чтобы получить вѣрныя числа, здѣсь надо примѣнить тотъ-же путь анализа F_3, который описанъ на стр. 79.

Садоводамъ и животноводамъ давно уже извѣстно то явленіе, что помѣсь, полученная скрещиваніемъ двухъ расъ одного вида животнаго или растенія, не похожа бываетъ на своихъ родителей, а проявляетъ признаки того первичнаго вида, отъ котораго произошли сами родительскія расы, давшія помѣсь. Объяснить это явленіе прежде не могли, но зафиксировали его особымъ терминомъ, „помѣсный атавизмъ“.

Теперь оказалось, что всѣ точно изслѣдованные до сихъ поръ случаи такого атавизма могутъ быть объяснены совершенно такимъ-же образомъ, какъ и „помѣсный атавизмъ“ львинаго зѣва, съ которымъ мы познакомились при выше разсмотрѣнномъ опытѣ скрещиванія бѣлой расы съ кремовой, давшемъ въ результатѣ красную форму.

Въ послѣдніе годы были произведены многочисленныя изслѣдованія, какъ надъ животными, такъ и надъ растеніями, съ цѣлью опредѣленія извѣстныхъ наслѣдственныхъ факторовъ

путемъ гибридологическаго анализа. Эти изслѣдованія дали обширный матеріалъ и освѣтили многія загадочныя явленія. Особенно много внесено въ эту область работами англійскаго зоолога Бетсона (Bateson'a) и его сотрудниковъ и сотрудницъ, изъ которыхъ слѣдуетъ упомянуть Пённета (Punnet) и г-жу Саундерсъ (Saunders), не менѣе сдѣлано также Корренсомъ (Correns'омъ) и многими другими.

Мы знаемъ въ настоящее время, что менделирующіе факторы представляютъ собою нѣчто совершенно отличное отъ внѣшнихъ видимыхъ нами признаковъ. Эти единицы отличія или факторы могутъ быть обнаружены лишь путемъ тщательнаго и длительнаго гибридологическаго анализа. Путь этотъ трудный, но продуктивный. Этимъ путемъ является полная возможность настолько анализировать все то, что́ самъ видъ наслѣдовалъ и что́ онъ способенъ передавать по наслѣдству, т. е., анализировать наслѣдственные факторы, что въ дальнѣйшемъ не только будутъ понятны даже самые спорные результаты гибридизаціи, но и явится возможность совершенно точно предсказывать эти результаты.

Лекція VI.

Примѣры „гибридологическаго анализа". — Antirrhinum majus. — Мыши (окраска шерсти). — Форма гребня у куръ. — Человѣкъ. — Отношенія при „панмиксіи" въ F_1, F_2 и т. д.

Выяснивъ себѣ принципіальную разницу между тѣмъ, что мы вообще называемъ внѣшними признаками организма, какъ-то, окраска, форма и т. д. и тѣмъ, что лежитъ въ основѣ этихъ признаковъ, тѣмъ, что „менделируетъ", какъ выражаются теперь, и что называютъ то „генами", то „наслѣдственными единицами", то иными терминами, мы тѣмъ самымъ получаемъ возможность выяснить и даже вычислить ходъ расщепленія гибридовъ и въ случаяхъ болѣе сложныхъ, подобныхъ тѣмъ, о которыхъ была рѣчь въ предыдущей лекціи.

Наиболѣе наглядным примѣромъ того, какъ далеко углубляется гибридологическій анализъ, можетъ служить львиный зѣвъ, *Antirrhinum*, растеніе наиболѣе детально въ этомъ отношеніи анализированное.

Въ торговлѣ извѣстно болѣе 100 расъ этого растенія, отличающихся другъ отъ друга по окраскѣ цвѣтковъ. Въ дѣйствительности число этихъ расъ значительно больше. Эти расы, группирующіяся въ „родни", были подвергнуты гибридологическому анализу госпожей Уэлдэйлъ (Miss Wheldale, 410, 412, 414) и мною (21) съ цѣлью выясненія выше упомянутыхъ наслѣдственныхъ единицъ, или наслѣдственныхъ факторовъ, обусловливающихъ внѣшнюю окраску. Въ результатѣ оказалось слѣдующее: всѣ эти многочисленныя цвѣтныя расы обусловлены въ въ своей окраскѣ сравнительно небольшимъ числомъ, всего около 15, независимо менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ, изъ которыхъ важнѣйшіе приводятся ниже:

B — основной наслѣдственный факторъ, необходимый для наличности какой бы то ни было окраски вообще. Всѣ растенія — **bb** имѣютъ, слѣдовательно, совершенно бѣлые цвѣты **(таб. LXXV, фиг. 1).** Самъ по себѣ, безъ участія другихъ наслѣд-

ственныхъ факторовъ, факторъ **B** обусловливаетъ желтую окраску, какъ на **таб. LXXV, фиг. 2.**

C — измѣняетъ желтую окраску, обусловленную **B**, въ слабо-желтовато-бѣловатую, въ цвѣтъ слоновой кости [или какъ мы называли и будемъ называть — въ кремовый цвѣтъ (Ред.)], какъ на **таб. LXXV, фиг. 3.**

F — вызываетъ на спинкѣ верхней губы, у растеній имѣющихъ **B**, нѣжную розовую окраску. Растеніе формулы **BBCCFF** изображено на **табл. LXXV, фиг. 27 и 28.** Растеніе — **BBccFF** выглядитъ съ внѣшней стороны такъ-же, но основная окраска цвѣтка здѣсь не кремовая (такъ какъ **C** отсутствуетъ), а желтая.

A — придаетъ особый красноватый оттѣнокъ тому окрашиванію, которое обусловлено **F** вмѣстѣ съ **B**. Всѣ растенія **AA** или **Aa** выглядятъ темными и отличаются трудно поддающимися описанію нюансами красныхъ оттѣнковъ (детальнѣе см. дальше **M**). Подобнымъ образомъ наслѣдственный факторъ **A** модифицируетъ и всѣ нижеслѣдующіе красные тона цвѣтовъ, обусловливаемые различными наслѣдственными факторами.

R — вызываетъ совмѣстно съ **B** и **F** мясо-красное окрашиваніе цвѣтка, какъ на **табл. LXXV, фиг. 4—6.** Смотря по тому, имѣется ли въ наличности или отсутствуетъ **C**, основная окраска будетъ при этомъ либо кремовая, либо желтая. Въ послѣднемъ случаѣ растеніе будетъ имѣть формулу: **BBccFFAARR (табл. LXXV, фиг. 4)**, при мясо-красной же основѣ — формулу: **BBCCFFAARR (табл. LXXV, фиг. 5 и 6).** Въ зависимости отъ присутствія или отсутствія **A**, т. е. имѣемъ ли мы **AA** (равносильно **Aa**), или же **aa** (т. е. полное отсутствіе **A**), мясо-красное окрашиваніе будетъ имѣть замѣтно различные оттѣнки. Въ отсутствіи **B** и **F**, факторъ **R** не оказываетъ никакого дѣйствія. Растеніе формулы **bbCCFFAARR** будетъ, слѣдовательно, бѣлымъ, а растеніе формулы **BBCCffAARR** — кремовымъ и т. д.

M — совмѣстно съ **B**, **F** и **R** обусловливаетъ красную окраску. Тонъ этой окраски существенно зависитъ отъ **A** и **C**. Тонъ окраски растенія формулы **BBCCFFaaRRMM**, изображеннаго на **табл. LXXV, фиг. 14**, отличается отъ тона растенія формулы **BBCCFFAARRMM**, изображеннаго на той же **табл. LXXV, фиг. 7**, лишь отсутствіемъ **A**, а отличіе между ними, какъ показываютъ рисунки, очень рѣзкое. Точно также будетъ мѣняться и мясо-красный оттѣнокъ въ зависимости отъ присутствія и отсутствія **A**. Въ зависимости отъ присутствія или отсутствія **C**,

красный тонъ дѣлается то синеватымъ (присутствіе C), то желтоватымъ (c). На **табл. LXXV, фиг. 7** — растеніе **CC**, **фиг. 8** — растеніе **cc**. Въ растеніяхъ, гдѣ одновременно отсутствуютъ **BFR**, наслѣдственный факторъ **M** оказывается совершенно недѣятельнымъ. Растеніе формулы **bbCCFFAARRMM** будетъ, слѣдовательно, бѣлымъ; растеніе формулы **BBCCFFAArrMM** будетъ съ розовой синькой, но не красное. Слѣдовательно, цѣпь наслѣдственныхъ **факторовъ BFR** обязательно должна быть сомкнута для того, чтобы факторъ **M** обнаружилъ себя съ внѣшней стороны.

L — обусловливаетъ еще болѣе густую окраску въ присутствіи **B, F, R** и **M**; растеніе формулы **BBFFAACCRRMMLL** изображено на **табл. LXXV, фиг. 10**, а на **фиг. 15** той-же таблицы растеніе той-же формулы, но съ отсутствіемъ **A** (т. е. вмѣсто **AA** — **aa**). Кромѣ вышеупомянутыхъ наслѣдственныхъ факторовъ, болѣе или менѣе сильно вліяющихъ на окраску, извѣстны еще и другіе. Я не считаю нужнымъ приводить ихъ здѣсь всѣ, такъ какъ для пониманія принципа, который насъ здѣсь занимаетъ, это излишне. Лишь два изъ нихъ заслуживаютъ еще нашего вниманія, а именно:

G — сильно измѣняетъ красную окраску, обусловленную наслѣдственными факторами **B, F, A, R** и т. д. Всѣ растенія, содержащія **G**, обнаруживаютъ не гомогенную, вполнѣ однородную красную окраску, но узорчатую или „picturatum“, какъ говорятъ садовники. Такъ выглядитъ, напримѣръ, растеніе формулы **BBCCFFAARRMMLLGG**, изображенное на **табл. LXXV, фиг. 12**, а соотвѣтствующее растеніе, въ которомъ нѣтъ **G** (слѣд. **gg**) — на **фиг. 10** той-же таблицы. Аналогично относится растеніе, изображенное на **фиг. 21 табл. LXXV-й**, къ растенію, изображенному на **фиг. 9** той-же таблицы (**GG** — растеніе). Точно также, разумѣется, встрѣчаются и растенія окраски „picturatum“ безъ тѣхъ оттѣнковъ, какіе создаются присутствіемъ **A** (красные — **aa**), и различныя категоріи мясокрасной окраски могутъ быть также и гомогенными и „picturatum“.

D — наслѣдственный факторъ, проявляющійся всюду при наличности красной или красноватой окраски. Такъ, всѣ растенія, не имѣющія **D**, слѣдовательно, растенія — **dd** имѣютъ кремовую трубку вѣнчика, тогда какъ растенія — **DD** имѣютъ трубку окрашенную такъ-же, какъ и губы вѣнчика. Такъ, напримѣръ, **фиг. 16 табл. LXXV** представляетъ собою форму **dd** по отношенію къ формѣ **DD** на **фиг. 7**, а **фиг. 20** форму **dd** къ формѣ **DD** **фиг. 12 табл. LXXV** и т. д.

Объясненіе таблицы LXXV (рис. 391).

Расы *Antirrhinum majus* L. Расы садоваго львинаго зѣва.

Фиг. 1. Вѣнчикъ бѣлый, гомогенно окрашенный. Характеризуется отсутствіемъ фактора **BB**. Наличность или отсутствіе большинства другихъ факторовъ по внѣшнему виду вѣнчика не могутъ быть установлены. Изображенный на таблицѣ вѣнчикъ принадлежалъ растенію, характеризующемуся формулой: **bb cc FF RR MM AA gg DD.**

Фиг. 2. Вѣнчикъ желтый, гомогенно окрашенный. Изображенъ вѣнчикъ растенія съ формулой **BBccff**; гетерозиготная особь **Bbccff** имѣетъ такой-же видъ. Наличность или отсутствіе большинства другихъ факторовъ по внѣшнему виду вѣнчика не могутъ быть установлены.

Фиг. 3. Вѣнчикъ кремовый, гомогенно окрашенный. Изображенъ вѣнчикъ растенія съ формулой **BBccff**. Особи, гетерозиготныя въ факторахъ **Bb** и **Cc** имѣютъ такой-же видъ. Наличность или отсутствіе большинства другихъ факторовъ по внѣшнему виду вѣнчика не могутъ быть установлены.

Фиг. 4. Вѣнчикъ мясокрасный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный: **BB cc FF RR mm AA DD gg II.** Особи гетерозиготныя въ факторахъ **Bb, Ff, Rr, Aa, Dd** имѣютъ такой-же видъ.

Фиг. 5, 6. Вѣнчикъ мясокрасный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный. Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 4-й, наличностью фактора **CC** или **Cc**.

Фиг. 7. Вѣнчикъ красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный: **BB CC FF RR MM AA II gg DD.**

Фиг. 8. Вѣнчикъ красный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный: **BB cc FF RR MM AA II gg DD.**

Фиг. 9. Вѣнчикъ красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный. То-же, что вѣнчикъ, изображенный на фиг. 7-й, но гетерозиготный въ факторѣ **Ff**; слѣдовательно, формула его: **BB CC Ff RR MM AA II gg DD.**

Фиг. 10. Вѣнчикъ чернокрасный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный: **BB CC FF RR MM AA gg DD LL.**

Фиг. 11. Вѣнчикъ красный на желтомъ фонѣ, съ такой-же трубкой, узорчатый: **BB cc FF RR MM AA GG DD II.**

Фиг. 12. Вѣнчикъ красный на кремовомъ фонѣ, съ такой-же трубкой, узорчатый: **BB CC FF RR MM AA GG DD II.**

Фиг. 13. Тоже, что фиг. 11.

Фиг. 14. Вѣнчикъ (по обозначенію автора) свѣтлокоричнево-розовый, а именно красный при отсутствіи фактора **A**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM aa gg DD II.**

Фиг. 15. Вѣнчикъ рубиновокрасный, а именно чернокрасный при отсутствіи фактора **A**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM aa gg DD LL.**

Фиг. 16. Вѣнчикъ красный „Delila“, характеризующійся отсутствіемъ фактора **D**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM AA gg dd II.**

Фиг. 17. Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 14-й, отсутствіемъ факторовъ **D** и **C**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB cc FF RR MM aa gg dd II.**

um majus L.

Фиг. 18. Вѣнчикъ черпокрасный узорчатый „Delila“ на кремовомъ фонѣ: **BB CC FF RR MM AA GG dd LL.**

Фиг. 19. Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго фиг. 18-й, отсутствіемъ фактора **L**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM AA GG dd ll.**

Фиг. 20. Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 18-й, геторозиготностью фактора **Gg**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM AA Gg dd LL.**

Фиг. 21. Вѣнчикъ рубиновокрасный, узорчатый: **BB CC FF RR MM aa GG DD LL.**

Фиг. 22. (Неудовлетворительно удавшееся изображеніе). Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 12-й, гетерозиготностью фактора **Gg**, что соотвѣтствуетъ формулѣ: **BB CC FF RR MM AA Gg DD ll.**

Фиг. 23, 24, 25. Различныя расы съ полосатымъ вѣнчикомъ, которыя слѣдуютъ также закону о расщепленіи признаковъ, однако въ текстѣ ближе не разобранныя.

Фиг. 26. Вѣнчикъ съ прожилками. Появленіе жилковатости на вѣнчикѣ вызывается особымъ самостоятельнымъ наслѣдственнымъ факторомъ, дѣйствующимъ подобно фактору **G**, но въ текстѣ не упомянутымъ.

Фиг. 27, 28. Вѣнчикъ на спинкѣ розовый на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный: **BB CC FF rr . . . . . DD.**

Фиг. 29. Отличается отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 16-й, отсутствіемъ фактора **C** (слѣдовательно: **cc**) и еще другого фактора, не упомянутаго въ текстѣ, обусловливающаго свѣтлую окраску губы.

Фиг. 30. Вѣнчикъ пелорическій, отличающійся отъ вѣнчика, изображеннаго на фиг. 29-й, отсутствіемъ фактора **E** (слѣдовательно **ee**): ср. **табл. LXXIV** и **табл. LXXVI.**

Фиг. 31, 32. Вѣнчики расъ, характеризующіеся, кромѣ фактора, обусловливающаго появленіе прожилокъ (ср. фиг. 26-ю), еще другими, не упомянутыми въ текстѣ факторами.

Фиг. 33, 34. Тоже, что фиг. 23—25-я.

Назначеніе настоящей таблицы — демонстрировать большое разнообразіе въ окраскѣ вѣнчика у различныхъ расъ *Antirrhinum majus*, вызываемое наличностью или отсутствіемъ различныхъ, независимо менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ; однако въ текстѣ настоящей книги не всѣ эти факторы упомянуты и разобраны.

Отсюда ясно, что достаточно уже названныхъ 9 наслѣдственныхъ факторовъ, чтобы путемъ комбинаціи ихъ вызвать огромное разнообразіе окрашиванія цвѣтковъ. Такъ, встрѣчаются, напримѣръ, всѣ мясокрасныя, красныя и т. д. окраски, какъ съ окрашенной въ тѣ-же цвѣта трубкой вѣнчика, такъ и съ кремовой трубкой, т. е. какъ **D**, такъ и **d** — формы. Имѣются также всѣ + и — красныя расы гомогенно окрашенныя и узорчатыя — „picturatum“, т. е. какъ **G** — и какъ **g** — формы.

Такимъ образомъ, въ настоящее время имѣется полная возможность всѣ безчисленныя извѣстныя намъ расы *Antirrhinum majus* свести къ небольшому числу наслѣдственныхъ факторовъ и этимъ путемъ уяснить даже очень сложные результаты гибридологическихъ опытовъ.

Выдѣлимъ хотя бы о д и н ъ примѣръ, чтобы на немъ показать, насколько просто суммируются явленія наслѣдованія признаковъ при скрещиваніи различныхъ расъ, если мы воспользуемся для этого выше-изложенными соображеніями о наслѣдственныхъ факторахъ. Внѣ такого метода указанныя явленія оказываются совершенно непонятными. Иллюстраціей для одного изъ такихъ опытовъ служитъ **табл. LXXVI.** Примѣненныя для скрещиванія расы въ данномъ случаѣ отличаются другъ отъ друга, помимо наслѣдственнаго фактора, обусловливающаго окраску цвѣтковъ, еще такимъ факторомъ, отъ котораго зависитъ форма цвѣтовъ. Подобно тому, какъ о к р а с к а цвѣтовъ можетъ зависѣть отъ цѣлаго ряда наслѣдственныхъ факторовъ, самостоятельно менделирующихъ при расщепленіи, также и ф о р м а цвѣтковъ можетъ зависѣть отъ цѣлаго ряда своихъ наслѣдственныхъ факторовъ, о чемъ уже упомянуто въ предыдущей лекціи. Въ данную минуту мы назовемъ однако только одинъ изъ этихъ факторовъ, именно **E**, одинъ изъ основныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, обусловливающихъ з и г о м о р ф и з м ъ цвѣтка. Всѣ растенія, не имѣющія этого фактора, т. е. растенія — **ee**, имѣютъ, слѣдовательно, радіальные, пелорическіе цвѣты.

Оба родительскія, т. е. исходныя растенія, или, какъ иногда говорятъ, паріетальныя растенія — P_1, изображенныя на **табл. LXXVI**, имѣли слѣдующія формулы:

1. Ж е л т о ц в ѣ т н о е р а с т е н і е: **BBccffAARRMMIIGGddEE (табл. LXXVI, фиг. 1).** Если сопоставить эту формулу съ тѣмъ, что сказано выше относительно каждаго изъ элементовъ, входящихъ въ составъ формулы, то будетъ ясно, что данное растеніе должно имѣть желтые цвѣты, такъ какъ наслѣд-

ственный факторъ F въ формулѣ отсутствуетъ, а въ отсутствіи его, какъ указано выше, **R, M, G** и т. д. не проявляютъ себя. Относительно составленія этой формулы слѣдуетъ замѣтить слѣдующее. Такъ какъ растеніе имѣетъ окрашенные цвѣты, то, согласно тому, что сказано выше, на стр. 91, оно безусловно обладаетъ наслѣдственнымъ факторомъ **B**; далѣе, такъ какъ оно не имѣетъ розовой окраски и при опытахъ не даетъ красныхъ оттѣнковъ, то, слѣдовательно, согласно сказанному на 92-й страницѣ, въ немъ отсутствуетъ наслѣдственный факторъ F, въ связи съ чѣмъ **R, M, G** и т. д. оказываются недѣятельными. Что касается отсутствія въ формулѣ растенія факторовъ **D** и **L**, что обозначено тамъ **dd** и **ll**, то это установлено раньше гибридологическимъ анализомъ; точно такимъ-же образомъ установлено, что данное желтое растеніе имѣетъ наслѣдственный факторъ **G**, что и обозначено въ формулѣ, какъ **GG**. Хотя по виду растенія присутствія **G** незамѣтно, но при скрещиваніи его съ гомогенно красными расами, F_1 даетъ всегда ясную окраску picturatum (узорчатую), чѣмъ и опредѣляется присутствіе **G**.

2. Красное пелорическое растеніе: **BBCCFFAARR MMllggDDee (табл. LXXVI, фиг. 2).** Составъ формулы также опредѣленъ предыдущими опытами скрещиванія.

Полученное путемъ скрещиванія обоихъ исходныхъ (P_1) растеній (т. е. растеній 1 и 2) первое поколѣніе — F_1 **(табл. LXXVI, фиг. 3)** должно, согласно формулѣ указанныхъ P_1 — растеній, имѣть формулу — **BBCcFfAARRMMllGgDdEe**, слѣдовательно, въ пяти наслѣдственныхъ факторахъ: **Cc, Ff, Gg, Dd** и **Ee** оно будетъ гетерозиготнымъ.

Организмы, гетерозиготные въ пяти факторахъ, способны образовать, согласно сказанному раньше, $2^5=32$ различныя категоріи гаметъ, которыя въ свою очередь, образуя зиготы, способны дать $32^2=1024$ различныя комбинаціи. Слѣдовательно, мы должны ожидать въ потомствѣ такого гибрида, при наличности самооплодотворенія, **1024** различныя категоріи особей.

Какъ выглядятъ эти особи съ внѣшней стороны и въ какомъ числовомъ отношеніи находятся отличимыя категоріи другъ къ другу, это лучше всего можно было-бы уяснить, пользуясь примѣненнымъ уже нами методомъ распредѣленія всѣхъ возможныхъ комбинацій по квадратамъ, какъ это сдѣлано, напр., на стр. 75. Однако, очевидно, что при томъ числѣ комбинацій, какое возможно при данномъ сложномъ расщепленіи, указанный способъ не цѣлесообразенъ. Надо найти другой путь для до-

Объясненіе таблицы LXXVI (рис. 392).

Antirrhinum majus L. Садовый львиный зѣвъ.

P_1. Парієнтальное или родительское поколѣніе (исходныя особи).

Фиг. 1. Нормальная желтоцвѣтная раса: **BB**ccff**AARRMM**II**GG**dd**EE** (*1*).

Фиг. 2. Пелорическая красная раса: **BBCCFFAARRMM**II**gg DD**ee (*1*).

F_1. Первое гетерозиготное поколѣніе продукта скрещиванія нормальной желтоцвѣтной (фиг. 1) и пелорической красной (фиг. 2) расъ (гибридъ).

Фиг. 3. Гетерозиготная особь (блѣднокрасная, нормальная): *BB* **Cc Ff** *AA RR MM* II **Gg Dd Ee** (*1*).

F_2. Второе расщепляющееся поколѣніе (потомство гетерозиготной особи, изображенной на фиг. 3-й, при самоопыленіи ея). Наслѣдственные факторы *BB AA RRMM* II остаются гомозиготными у всѣхъ продуктовъ расщепленія гетерозиготы.

Фиг. 4. Вѣнчикъ нормальный, красный на кремовомъ фонѣ, узорчатый, трубка красная (среди 1024 особей въ среднемъ *243* особи такого вида, въ томъ числѣ *1* вполнѣ гомозиготная комбинація: **EEFFCCGGDD;** почти того же вида: Ee, Ff, Cc, Gg, Dd).

Фиг. 5. Вѣнчикъ нормальный, красный на желтомъ фонѣ, узорчатый, трубка красная (*81—1*: **EEFFccGGDD**; почти того же вида: Ee, Ff, Gg, Dd).

Фиг. 6. Вѣнчикъ нормальный, красный на кремовомъ фонѣ, узорчатый, трубка кремовая (*81—1*: **EEFFCCGG**dd; почти того же вида Ee, Ff, Cc, Gg).

Фиг. 7. Вѣнчикъ нормальный, красный на желтомъ фонѣ, узорчатый, трубка кремовая (*27—1*: **EEFFccGG**dd: почти того же вида: Ee, Ff, Gg).

Фиг. 8. Вѣнчикъ нормальный, красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка красная (*81—1*: **EEFFCCggDD**; почти того же вида: Ee, Ff, Cc, Dd).

Фиг. 9. Вѣнчикъ нормальный, красный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка красная (*27—1*: **EEFFccggDD**: почти того же вида: Ee, Ff, Dd).

Фиг. 10. Вѣнчикъ нормальный, красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка кремовая (*27—1*: **EEFFCCggdd**: почти того же вида: Ee, Ff, Cc).

Фиг. 11. Вѣнчикъ нормальный, красный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка кремовая (*9—1*: **EEFFccggdd**; почти того же вида: Ee, Ff).

Фиг. 12. Вѣнчикъ нормальный, кремовый (*144—4*: **EEffCCGGDD**, **EEffCCGGdd**, **EEffCCggDD**, **EEffCCggdd**: почти того же вида: Ee, Cc, Gg, Dd).

P1
F 1
1
2
3
4
5
6
7
8
9

F 2

Antirrhinum majus L. (рис. 392).

Фиг. 13. Вѣнчикъ нормальный, желтый (*48—4*: **EEff**ee**GGDD**, **EE** ff**ee**GGdd, **EEff**ee**gg**DD, **EEff**ee**gg**dd; почти того же вида: Ee, Gg, Dd).

Фиг. 14. Вѣнчикъ пелорическій, красный на кремовомъ фонѣ, узорчатый, трубка красная (*81—1*: ee**FFCCGGDD**; почти того же вида: Ff, Cc, Gg, Dd).

Фиг. 15. Вѣнчикъ пелорическій, красный на желтомъ фонѣ, узорчатый, трубка красная (*27—1*: ee**FFee**GGDD; почти того же вида: Ff, Gg, Dd).

Фиг. 16. Вѣнчикъ пелорическій, красный на кремовомъ фонѣ, узорчатый, трубка кремовая (*27—1*: ee**FFCCGG**dd; почти того же вида: Ff, Cc, Gg).

Фиг. 17. Вѣнчикъ пелорическій, красный на желтомъ фонѣ, узорчатый, трубка кремовая (*9—1*: ee**FFee**GGdd; почти того же вида; Ff, Gg).

Фиг. 18. Вѣнчикъ пелорическій, красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка красная (*27—1*: ee**FFCCgg**; почти того же вида: Ff, Cc, Dd).

Фиг. 19. Вѣнчикъ пелорическій, красный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка красная (*9—1*: ee**FFee**gg**DD**; почти того же вида Ff, Dd).

Фиг. 20. Вѣнчикъ пелорическій, красный на кремовомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка кремовая (*9—1*: ee**FFCC**ggdd: почти того же вида: Ff, Dd).

Фиг. 21. Вѣнчикъ пелорическій, красный на желтомъ фонѣ, гомогенно окрашенный, трубка кремовая (*3—1*: ee**FFee**ggdd; почти того же вида: Ff).

Фиг. 22. Вѣнчикъ пелорическій, кремовый (*48—4*: ee**ff**CCGGDD, ee**ff**CCGGdd, ee**ff**CCgg**DD**, ee**ff**CCggdd; почти того же вида: CcGgDd).

Фиг. 23. Вѣнчикъ пелорическій, желтый (*16—4*: ee**ff**ee**GGDD**, ee**ff** ee**GG**dd, ee**ff**ee**gg**DD, ee**ff**ee**gg**dd; почти того же вида: GgDd).

стяженія той-же цѣли. Показать этотъ путь и есть главная задача взятаго нами примѣра. Примѣняемый въ подобныхъ случаяхъ методъ состоитъ въ томъ, что каждый изъ факторовъ послѣдовательно другъ за другомъ вычисляется отдѣльно. Конкретный примѣръ сразу уяснитъ намъ суть дѣла.

Выше мы нашли, что общее число возможныхъ категорій въ нашемъ примѣрѣ достигаетъ 1024. Если мы возьмемъ изъ нашей формулы факторъ (стр. 97) **f** (т. е. отсутствіе **F**) независимо отъ другихъ, то по закону расщепленія $^1/_4$ всѣхъ категорій, т. е. 256, будетъ имѣть въ формулѣ **ff**, т. е. не будетъ имѣть и слѣда красной окраски.

Остальныя $^3/_4$, имѣющія **F**, хотя бы и гетерозиготно, будутъ такъ или иначе имѣть красное окрашиваніе. Отсюда получаемъ, слѣдовательно, такую 1-ю формулу:

Формула I.

1024 →
- (1) **256** категорій, у которыхъ совершенно отсутствуетъ красная окраска.
- (3) **768** категорій съ тѣмъ или инымъ характеромъ красной окраски.

Теперь обратимся съ такими-же разсужденіями къ наслѣдственному фактору **C**, припомнивъ, что̀ онъ обозначаетъ у насъ и что̀ обозначаетъ **c**. Аналогично первому случаю, мы и здѣсь должны получить $^1/_4$ **cc**, слѣдовательно, $^1/_4$ чисто желтыхъ категорій и желтыхъ модифицированныхъ другими наслѣдственными факторами окраски, какъ указано раньше, тогда какъ $^3/_4$ будутъ имѣть кремовое окрашиваніе или кремовое модифицированное. Вполнѣ понятно, что эти категоріи входятъ въ составъ 256, лишенныхъ краснаго окрашиванія. Слѣдовательно, мы можемъ сказать, что изъ 256 категорій $^1/_4$=64 будутъ желтыя, а $^3/_4$=192 кремовыя. Переводя это на формулу, получимъ:

Формула II.

1024 →
- (1) **256** Не окрашенныя въ красный цвѣтъ категоріи. → изъ нихъ
  - (1) **64** желтыхъ.
  - (3) **192** кремовыхъ.
- (3) **768** Категоріи съ тѣмъ или инымъ характеромъ красн. окраски. → изъ нихъ
  - (1) **192** съ красной окраской на желтой основѣ.
  - (3) **576** съ красной окраской на кремовой основѣ.

Формула III.

1024

- (1) **256** не окрашенныхъ въ красный цвѣтъ категорій.
  - (1) **64** желтыхъ, не окрашенныхъ въ красный цвѣтъ категорій.
    - (1) **16** желтыхъ, не окрашенныхъ въ красн. цвѣтъ пелорическихъ категорій.
    - (3) **48** желтыхъ, не окрашенныхъ въ красн. цвѣтъ нормальн. категорій.
  - (3) **192** кремовыхъ, не окрашенныхъ въ красный цвѣтъ категорій.
    - (1) **48** кремовыхъ, не окраш. въ красный цвѣтъ пелорическихъ категорій.
    - (3) **144** кремовыхъ, не окраш. въ красный цвѣтъ нормальныхъ категорій.
- (3) **768** окрашенныхъ въ различн. оттѣнки красн. цвѣта категорій.
  - (1) **192** категоріи, окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на желтомъ фонѣ.
    - (1) **48** категорій, окрашен. въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на желтомъ фонѣ, пелорическихъ.
    - (3) **144** категоріи, окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на желтомъ фонѣ, нормальныя.
  - (3) **576** категорій, окрашенныхъ въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ.
    - (1) **144** категоріи, окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ, пелорическія.
    - (3) **432** категоріи, окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ, нормальныя.

Категоріи — F_2:		Теоретическія отношенія, указывающія относительную повторяемость, въ которыхъ должны быть найдены окраш. подобнымъ образомъ индивиды:	Теоретическія данныя для итога экспериментируемаго растенія:	Въ опытѣ было найдено:
1) желтыя пелорическія	**Фиг. 23**[7])	(16)	3,109376	2
2) желтыя нормальныя	**Фиг. 13**	(48)	9,328128	13
3) кремовыя пелорическія	**Фиг. 22**	(48)	9,328128	12
4) кремовыя нормальныя	**Фиг. 12**	(144)	27,984384	25
5) красныя на желтомъ фонѣ, кремовыя трубки, пелор., окрашенныя гомогенно	**Фиг. 21**	(3)	0,583008	1
6) красныя на желтомъ фонѣ, кремовыя трубки, пелор., узорчатыя . .	**Фиг. 17**	(9)	1,749024	0
7) красныя на желтомъ фонѣ, красныя трубки, пелор., окраш. гомогенно . .	**Фиг. 19**	(9)	1,749024	2
8) красныя на желтомъ фонѣ, красныя трубки, пелорическія, узорчатыя . .	**Фиг. 15**	(27)	5,247072	9
9) красныя на желтомъ фонѣ, кремовыя трубки, нормальныя, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 11**	(9)	1,749024	3
10) красныя на желтомъ фонѣ, кремовыя трубки, нормальныя, узорчатыя	**Фиг. 7**	(27)	5,247072	5
11) красныя на желтомъ фонѣ, красныя трубки, нормальныя, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 9**	(27)	5,247072	5
12) красныя на желтомъ фонѣ, красныя трубки, нормальныя, узорчатыя . .	**Фиг. 5**	(81)	15,741216	15
13) красныя на кремовомъ фонѣ, кремовыя трубки, пелорическія, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 20**	(9)	1,749024	2
14) красныя на кремовомъ фонѣ, кремовыя трубки, пелорическія, узорч. .	**Фиг. 16**	(27)	5,247072	3
15) красныя на кремовомъ фонѣ, красныя трубки, пелорическія, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 18**	(27)	5,247072	4
16) красныя на кремовомъ фонѣ, красныя трубки, пелорическія, узорчат.	**Фиг. 14**	(81)	15,741216	18
17) красныя на кремовомъ фонѣ, кремовыя трубки, нормальныя, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 10**	(27)	5,247072	4
18) красныя на кремовомъ фонѣ, кремовыя трубки, нормальныя, узорчатыя	**Фиг. 6**	(81)	15,741216	20
19) красныя на кремовомъ фонѣ, красныя трубки, нормальныя, окрашенныя гомогенно	**Фиг. 8**	(81)	15,741216	10
20) красныя, на кремовомъ фонѣ, красныя трубки, нормальныя, узорчатыя	**Фиг. 4**	(243)	47,223648	46
			Итого	**199**

7) См. табл. **LXXVI.**

Остаются факторы **D** и **G**, которые въ не красныхъ особяхъ вообще не проявляются, а, слѣдовательно, конкретно проводить дальше различіе категорій въ группѣ желтыхъ и кремовыхъ невозможно. Зато въ группѣ красныхъ категорій мы можемъ сдѣлать еще двѣ ступени въ нашемъ анализѣ. Прежде всего остановимся на факторѣ **D**. Всѣ особи, у которыхъ отсутствуетъ этотъ наслѣдственный факторъ, отличаются кремовой трубкой вѣнчика, слѣдовательно, $^1/_4$ всѣхъ красныхъ категорій, т. е. всѣ особи — **dd**, будутъ имѣть это отличіе. Этимъ путемъ, такимъ образомъ, мы подвигаемся дальше въ нашемъ теоретическомъ разграниченіи категорій. Общая схема, даваемая формулой III, иллюстрируетъ дальнѣйшее, гдѣ принятъ во вниманіе и факторъ **G**, отсутствіе котораго (т. е. растенія **gg**) вызываетъ гомогенную красную окраску. Формула IV (см. послѣ стр. 106) даетъ окончательный результатъ анализа.

Изъ таблицы на стр. 102 видно, что въ F_2 даннаго скрещиванія надо ожидать **20** вполнѣ различныхъ категорій львинаго зѣва, частота каждой изъ этихъ категорій относительно другихъ показана цифрами, заключенными въ скобки (см. стр. 102).

Эти теоретическія вычисленія, какъ показываетъ та-же таблица (стр. 102), почти полностью оправдались на опытѣ. Изъ 20 предположенныхъ категорій только одна, именно шестая, не была представлена въ опытѣ, что объясняется относительно малымъ числомъ особей (всего 199), которыми располагали въ столь сложномъ случаѣ расщепленія. Дѣйствительное существованіе и шестой категоріи доказано однако при другихъ аналогичныхъ опытахъ. Точно также и конкретныя числовыя отношенія различныхъ категорій особей, какъ показываютъ два послѣднихъ столбца таблицы (стр. 102), поразительно совпадаютъ съ вычисленными теоретически.

Г-жа Уэлдалъ (Miss Wheldale, 410, 412, 414) и я лично (21) произвели большое число опытовъ скрещиванія подобнаго рода. Опыты эти показали, что установленные нами наслѣдственные факторы не только даютъ возможность пониманія всѣхъ сложныхъ результатовъ опытовъ, но даже болѣе того: на основаніи ихъ является возможность съ полной очевидностью предсказывать самые результаты опытовъ, если, конечно, намъ уже извѣстна формула растеній — P_1.

Въ природѣ, конечно, составъ второго поколѣнія — F_2 упомянутаго скрещиванія выглядитъ болѣе пестрымъ, чѣмъ на нашей таблицѣ. Это происходитъ вслѣдствіе того, что, напримѣръ,

растенія **FF** и **Ff** въ большинствѣ случаевъ замѣтно различны, такъ что среди отмѣченныхъ на таблицѣ красныхъ растеній въ дѣйствительности будутъ и красныя и блѣдно-красныя въ отношеніи 1 : 2. Точно также и растенія — **EE** и **Ee** не вполнѣ на взглядъ одинаковы: гетерозиготное растеніе — **Ee** въ среднемъ имѣетъ меньшую верхнюю губу вѣнчика, чѣмъ гомозиготное — **EE**. Опытный взглядъ отличитъ также растеніе — **GG** отъ **Gg**. Благодаря этому, получаются **54** внѣшне различныя категоріи особей. Первое впечатлѣніе, какое получаетъ наблюдатель при видѣ грядки съ подобной культурой — это безнадежность ориентировки въ сложномъ разнообразіи формъ и окрасокъ цвѣтовъ.

Что касается формъ цвѣтковъ у *Antirrhinum majus*, то и здѣсь, подобно тому, какъ и для окраски, является полная возможность свести все ихъ разнообразіе къ сравнительно небольшому числу наслѣдственныхъ факторовъ. Въ только что изложенномъ нами опытѣ мы упомянули одинъ изъ такихъ факторовъ — **E**, раньше была рѣчь о факторѣ **P**, извѣстенъ также и цѣлый рядъ другихъ факторовъ этого рода. Сказанное вполнѣ приложимо, вообще, къ любому признаку. Отличія въ ростѣ, опушеніи, окраскѣ листьевъ, а также различныя физіологическія особенности, какъ, напримѣръ, неспособность къ самоопыленію, за немногими исключеніями (о чемъ будетъ сказано дальше), основаны на опредѣленныхъ менделирующихъ наслѣдственныхъ факторахъ.

Ошибочно было бы, однако, думать, что упомянутые факторы представляютъ собою тѣ элементарныя единицы, о которыхъ можно бы говорить, какъ о недѣлимыхъ. Слѣдуетъ твердо усвоить себѣ понятіе о ихъ временномъ значеніи въ способѣ нашего познаванія явленій наслѣдственности. Съ этой цѣлью мы остановимся нѣсколько подробнѣе на этомъ вопросѣ. Наиболѣе легкій способъ къ уясненію дѣла — прослѣдить послѣдовательно тотъ путь, какимъ мы подошли къ самой формулировкѣ наслѣдственнаго фактора вообще. Для этого мы обратимся опять къ нашему примѣру, извѣстному уже намъ *Antirrhinum*. Сейчасъ мы увидимъ, какимъ образомъ были опредѣлены менделирующіе наслѣдственные факторы, обусловливающіе формы цвѣтковъ. Это, надѣюсь, сразу выяснитъ намъ и самый принципъ факторіальной теоріи.

Намъ уже извѣстно, что у *Antirrhinum* существуютъ расы съ чисто радіальными цвѣтами, расы, правильно менделирующія при скрещиваніи съ расами нормальными относительно формы цвѣтка. Этотъ фактъ, вполнѣ естественно, ведетъ къ

установленію наслѣдственнаго фактора, формулируемаго, какъ „способность къ образованію нормальныхъ цвѣтковъ“. Расы, которыя, не имѣютъ этой способности, имѣютъ цвѣты радіально-пелорическіе. Вотъ эту-то способность, принятую нами на основаніи опыта за наслѣдственный факторъ, мы и назвали **E**. Однако, существуютъ также расы и съ другими формами цвѣтовъ, напр., раса съ цвѣтами, какъ на **рис. 14 с.** Скрещивая эту расу съ расами нормально цвѣтущими, получаютъ первое поколѣніе — F_1 нормальное, а въ F_2 — $^3/_4$ растеній отличаются нормальными цвѣтами, а $^1/_4$ растеній имѣетъ цвѣты, какъ на **рис. 14 с.** Это наблюденіе заставляетъ насъ принять, что нормальная зигоморфная форма цвѣтовъ зависитъ, слѣдовательно, не отъ одного только наслѣдственнаго фактора, а по крайней мѣрѣ, еще и отъ второго, отсутствіе котораго обусловливаетъ только что изображенную на **рис. 14 с.** форму цвѣтковъ. Теперь вопросъ, какъ должны быть формулированы эти оба наслѣдственные фактора формы цвѣтовъ? Сперва надо установить это посредствомъ дальнѣйшаго скрещиванія, именно черезъ скрещиваніе извѣстныхъ намъ пелорическихъ — радіальныхъ расъ съ расой, изображенной на **рис. 14 с.** Такое скрещиваніе дастъ въ F_1 вполнѣ нормальную, чисто зигоморфную форму цвѣтовъ, а въ F_2 расщепится на 9 частей зигоморфныхъ цвѣтовъ, 3 части, какъ на **рис. 14 с.** и 4 части радіальныхъ-пелорическихъ. Отсюда уже возможна и формулировка обоихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Мы можемъ теперь различать:

1. Наслѣдственный факторъ, уже обозначенный раньше буквой **E**: способность образовывать зигоморфные цвѣты, дальнѣйшая форма которыхъ зависитъ, однако, еще отъ другого наслѣдственнаго фактора, который мы обозначимъ буквой **S**. Всѣ растенія, которыя не содержатъ этого наслѣдственнаго фактора — **E**, имѣютъ цвѣты радіальные — пелорическіе.

2. Наслѣдственный факторъ **S**: способность въ присутствіи **E** придать обусловленному послѣднимъ зигоморфному типу цвѣтка форму нормальнаго зигоморфнаго. Всѣ растенія, которыя не содержатъ этого наслѣдственнаго фактора — **S**, имѣютъ зигиморфные цвѣты, но не нормальной формы, а какъ на **рис. 14 с.**

Теперь мы можемъ, слѣдовательно, сказать, что растенія съ вполнѣ константными нормальными зигоморфными цвѣтами имѣютъ формулу **EESS**, старая радіальная пелорическая раса — **eeSS** и раса, изображенная на **рис. 14 с.** — **EEss**.

Такимъ образомъ, пока мы ничего не знали о расѣ, изображенной на **рис. 14 с.**, мы не имѣли никакого понятія о томъ,

что принятый раньше нами, какъ единственный наслѣдственный факторъ, на самомъ дѣлѣ вовсе не единственный, ихъ оказывается два. Изъ этого слѣдуетъ, что возможность обнаружить какой-либо наслѣдственный факторъ достигается лишь тогда, когда найдена раса, въ которой данный наслѣдственный факторъ отсутствуетъ. Отсюда же слѣдуетъ, что число извѣстныхъ намъ наслѣдственныхъ факторовъ даннаго вида никогда не представляетъ собою чего либо законченнаго; мы должны всегда считаться съ тѣмъ, что при дальнѣйшемъ анализѣ расъ, тотъ признакъ, который до сихъ поръ казался намъ недѣлимымъ, т. е. считался нами за наслѣдственную единицу, которой соотвѣтствуетъ извѣстный единичный простой факторъ, въ дальнѣйшемъ можетъ оказаться сложнымъ, составнымъ и допускающимъ дальнѣйшее разложеніе.

Подобно тому, какъ у *Antirrhinum majus*, въ настоящее время уже анализированы наслѣдственные факторы у многихъ другихъ растеній и животныхъ. Одно изъ наилучше изученныхъ въ этомъ отношеніи животныхъ это мышь: особенно хорошо изучены наслѣдственные факторы окраски волосъ этого животнаго. Я приведу здѣсь только семь изъ этихъ факторовъ, т. е. столько, сколько нужно, чтобы сдѣлать понятными лишь нѣкоторые болѣе простые опыты скрещиванія, которыхъ мы будемъ касаться.

При этомъ я формулирую наслѣдственные факторы такъ, какъ это предлагаетъ Гагедорнъ (Hagedoorn) на основаніи своихъ обширныхъ опытовъ.[8]) Въ сущности формулировка эта приводитъ насъ къ той, которая впервые была дана г-жей Дёрхемъ (Durham, 123), а затѣмъ дополнена Плате (Plate, 275) и Гагедорномъ (Hagedoorn'омъ, 163, 165) введеніемъ новыхъ факторовъ.

A — основной факторъ, обусловливающій пигментъ вообще. Всѣ животныя — **aa**, т. е. не имѣющія фактора **A**, — альбиносы, имѣютъ бѣлую шерсть и красные глаза. Самъ по себѣ, безъ фактора **B**, факторъ **A** вызываетъ желтую окраску волосъ.

(Этотъ факторъ г-жа Дёрхемъ (Durham) *обозначаетъ буквой* **c**, Плате (Plate) *буквой* **y**.)

B — измѣняетъ вызванную факторомъ **A** желтую окраску въ коричневую; мышь формулы **AAbb** — желтая, формулы **aaBB** — бѣлая, **AABB** — коричневая.

(Плате (Plate) *называетъ этотъ факторъ буквой* **Y**, Гагедорнъ (Hagedoorn) — **Br**.)

8) По устнымъ и письменнымъ сообщеніямъ.

Формула IV (къ стр. 103).

1024

- (1) **256** категорій, не окрашенныхъ въ красный цвѣтъ.
  - (1) **64** не окрашен. въ красный цвѣтъ, желтыя.
    - (1) **16** не окрашенныя въ красный цвѣтъ, желтыя, пелорическія. . . . . **Фиг. 23.**
    - (3) **48** не окрашенныя въ красный цвѣтъ, желтыя, нормальныя. . . . . **Фиг. 13.**
  - (3) **192** не окрашен. въ красный цвѣтъ, кремовыя.
    - (1) **48** не окрашенныя въ красный цвѣтъ, кремовыя, пелорическія. . . . . **Фиг. 22.**
    - (3) **144** не окрашенныя въ красный цвѣтъ, кремовыя, нормальныя. . . . . **Фиг. 12.**
- (3) **768** категорій, окрашенныхъ въ различные оттѣнки краснаго цвѣта.
  - (1) **192** окрашен. въ различные оттѣнки краснаго цвѣта, на желт. фонѣ.
    - (1) **48** окрашен. въ различные оттѣнки красн. цвѣта на желтомъ фонѣ, пелорическія.
      - (1) **12** окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на желтомъ фонѣ, пелорическія съ кремовой трубкой.
        - (1) **3** гомогенныхъ — **Фиг. 21.**
        - (3) **9** узорчатыхъ — **Фиг. 17.**
      - (3) **36** сплошь окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на желтомъ фонѣ, пелорическія.
        - (1) **9** гомогенныхъ — **Фиг. 19.**
        - (3) **27** узорчатыхъ — **Фиг. 15.**
    - (3) **144** окрашен. въ различные оттѣнки красн. цвѣта на желтомъ фонѣ, нормальныя.
      - (1) **36** окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта, на желтомъ фонѣ, нормальныя, съ кремовой трубкой.
        - (1) **9** гомогенныхъ — **Фиг. 11.**
        - (3) **27** узорчатыхъ — **Фиг. 7.**
      - (3) **108** сплошь окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта, на желтомъ фонѣ, нормальныя.
        - (1) **27** гомогенныхъ — **Фиг. 9.**
        - (3) **81** узорчатыхъ — **Фиг. 5.**
  - (3) **576** окрашен. въ различные оттѣнки краснаго цвѣта ва кремовомъ фонѣ.
    - (1 **144** окрашен. въ различные оттѣнки красн. цвѣта на кремовомъ фонѣ, пелорическія.
      - (1) **36** окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фовѣ, пелорическія, съ кремовой трубкой.
        - (1) **9** гомогенныхъ — **Фиг. 20.**
        - (3) **27** узорчатыхъ — **Фиг. 16.**
      - (3) **108** сплошь окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ, пелорическія.
        - (1) **27** гомогенныхъ — **Фиг. 18.**
        - (3) **81** узорчатыхъ — **Фиг. 14.**
    - (3) **432** окрашен. въ различные оттѣнки красн. цвѣта на кремовомъ фонѣ, нормальныя.
      - (1) **108** окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ, нормальныя, съ кремовой трубкой.
        - (1) **27** гомогенныхъ — **Фиг. 10.**
        - (3) **81** узорчатыхъ — **Фиг. 6.**
      - (3) **324** сплошь окрашенныя въ различные оттѣнки краснаго цвѣта на кремовомъ фонѣ, нормальныя.
        - (1) **81** гомогенныхъ — **Фиг. 8.**
        - (3) **243** узорчатыхъ — **Фиг. 4.**

P 1

F 1

1

2

3

4

5

F 2

6

7

Antirrhinum majus L. (рис. 416).

Объясненіе таблицы LXXIX (рис. 416).

Antirrhinum majus L. Садовый львиный зѣвъ.

P_1. Парѣтальное или родительское поколѣніе (исходныя особи).

Фиг. 1. Бѣлая раса (*1*: **bb FF CC**).

Фиг. 2. Кремовая раса (*1*: **BB ff CC**).

F_1. Первое гетерозиготное поколѣніе продукта скрещиванія бѣлой (фиг. 1) и кремовой (фиг. 2) рась (гибридъ: **Bb Ff CC**).

Фиг. 3. Блѣдно-красная гетерозиготная особь (*1*: **Bb Ff CC**).

F_2. Второе расщепляющееся поколѣніе (потомство гетерозиготной особи, изображенной на фиг. 3-й, при самоопыленіи ея). Наслѣдственный факторъ **CC** остается гомозиготнымъ у всѣхъ продуктовъ расщепленія гетерозиготной особи.

Фиг. 4. Красная гомозиготная особь (среди 16 особей въ среднемъ *1* красная гомозиготная: **BB FF**) и красная гетерозиготная (среди 16 особей въ среднемъ *2* красныхъ гетерозиготныхъ: **Bb FF**).

Фиг. 5. Блѣдно-красная гетерозиготная особь (среди 16 особей въ среднемъ *6* блѣдно-розовыхъ гетерозиготныхъ: **Bb Ff** — *4* и **BB Ff** — *2*).

Фиг. 6. Кремовая гомозиготная особь (среди 16 особей въ среднемъ *1* кремовая гомозиготная: **BB ff**) и кремовая гетерозиготная (среди 16 особей въ среднемъ *2* кремовыхъ гетерозиготныхъ: **Bb ff**).

Фиг. 7. Бѣлая гомозиготная особь (среди 16 особей въ среднемъ *2* бѣлыя гомозиготныя: **bb FF** — *1* и **bb ff** — *1*) и бѣлая гетерозиготная (среди 16 особей въ среднемъ *2* бѣлыхъ гетерозиготныхъ: **bb Ff**).

C — измѣняетъ вызванную факторами **A** и **B** коричневую окраску въ свѣтло-черную, обозначаемую, какъ „голубая“. Присутствіе **A** и **B** — необходимое условіе, чтобы факторъ **C** могъ быть дѣятельнымъ. Мышь формулы **AABBCC** — „голубая“, формулы **AAbbCC** — желтая и т. д.

(*У г-жи* Дурхемъ (Durham) *и* Плате (Plate) *этотъ факторъ обозначенъ какъ* **B**, *у* Гагедорна (Hagedoorn'a) — *какъ* **Bl**).

D — дѣлаетъ интенсивнѣе окраску, обусловленную вышеупомянутыми факторами. Мышь формулы **AABBCCDD** — черная, формулы **AABBCCdd** — „голубая“, формулы **AABBccDD** — коричневая, формулы **AABBccdd** свѣтлокоричневая, „silver fawn“ по терминологіи любителей.

(Г-жа Дурхемъ (Durham) и Плате (Plate) обозначаютъ этотъ факторъ какъ **D**, Гагедорнъ (Hagedoorn) какъ **C**).

E — дальнѣйшій факторъ — необходимое условіе для интенсивной окраски. Отсутствіе этого фактора дѣлаетъ окрашиванія, вызванныя факторами **ABC** и т. д. болѣе свѣтлыми. Мышь формулы **AABBCCDDEE** — черная, формулы **AABBCCDDee** — „lilac“, т. е. черпота ея болѣе блѣдная, не столь густая, замѣтно отличающая этихъ мышей отъ голубыхъ. Всѣ особи, имѣющія въ своей формулѣ **ee**, отличаются красными или почти красными глазами.

(Гагедорнъ (Hagedoorn) *называетъ этотъ факторъ* **j**).

F — факторъ, отсутствіе котораго служитъ причиною появленія большого количества бѣлыхъ волосъ среди волосъ, окрашенныхъ въ другіе цвѣта, согласно формулѣ животнаго. Животное формулы **AABBCCDDEEff** — черное, съ многочисленными бѣлыми волосами, дающими серебристый оттѣнокъ суммарной окраскѣ.

(У Гагедорна (Hagedoorn) *этотъ факторъ отмѣченъ буквой* **D**).

G — факторъ, обусловливающій своеобразную окраску, а именно: каждый волосъ по всей своей длинѣ имѣетъ попеременно, болѣе свѣтлую и болѣе темную зону, т. е. болѣе свѣтлые и болѣе темные кольца чередуются. Этимъ обусловливается „дикая“ окраска, или окраска цвѣта „пасюка“, какъ говорятъ. Смотря по формамъ животнаго, окраска эта можетъ быть очень различна. Животное формулы **AABBCCDDEEFFGG** имѣетъ окраску дикой „сѣрой“ мыши. Животное формулы **AABBccDDEEFFGG** будетъ коричневымъ, но съ оттѣнкомъ цвѣта пасюка (Agouti).

(Г-жа Дурхемъ (Durham) и Плате (Plate) *называютъ этотъ факторъ* **G**, Гагедорнъ (Hagedoorn) — **A**).

Въ настоящее время извѣстны[9]) еще и другіе наслѣдственные факторы, обусловливающіе иныя внѣшнія особенности. Назовемъ для примѣра хотя бы одинъ изъ нихъ.

N — наслѣдственный факторъ, отсутствіе котораго обусловливаетъ наличность тѣхъ локомоторныхъ движеній, которыя называютъ здѣсь „танцами“ (Guaita, 155). Всѣ мыши, имѣющія въ формулѣ **nn** будутъ, слѣдовательно, танцующими; онѣ имѣютъ скрученный ушной лабиринтъ и бѣгаютъ своеобразно по кругу.

Съ помощью этихъ факторовъ легко понять результаты скрещиваній, произведенныхъ Кюено (Cuénot, 94—100), г-жей Дурхемъ (Durham, 123), Плате (Plate, 275), Гагедорномъ (Hagedoorn, 163, 165) и раньше еще Гуаита (Guaita, 155), Гааке (Haake, 156) и другими.

Очень трудно, однако, при этомъ разобраться въ терминологіи и обозначеніи окрасокъ у различныхъ авторовъ, особенно, имѣя въ виду близость многихъ категорій окраски другъ къ другу.

Мы разсмотримъ здѣсь ближе только нѣкоторые опыты г-жи Дурхемъ (Durham, 123).

Черная мышь была скрещена съ свѣтлокоричневой (silver-fawn). Первое поколѣніе было черным, а F_2, полученное путемъ спариванія особей F_1, состояло изъ 67 черныхъ, 21 голубыхъ, 20 коричневыхъ, 5 свѣтло-коричневыхъ. Черная исходная при скрещиваніи мышь P_1, была, слѣдовательно, **AABBCCDDEEFFgg,** а свѣтлокоричневая — **AABBccddEEFFgg.** Поколѣніе F_1 имѣло, поэтому, формулу **AABBCcDdEEFFgg.** Особи этого перваго поколѣнія F_1, гетерозиготныя въ двухъ факторахъ, теоретически могли образовать гаметы четырехъ категорій:

ABCDEFg
ABCdEFg
ABcDEFg
ABcdEFg

Эти гаметы могли образовать 16 комбинацій зиготъ:

AABBCCDDEEFFgg = черныя
AABBCCDdEEFFgg = черныя
AABBCCdDEEFFgg = черныя
AABBCCddEEFFgg = голубыя

9) Между прочимъ, имѣется еще мало изученный факторъ, вызывающій желтую окраску мышей, доминирующую надъ черной. Желтыя мыши г-жи Дурхемъ (Durham) и Кюено (Cuénot) относятся къ этому типу, о чемъ недавно сдѣлалъ интересное сообщеніе Кестле (Castle, 60 a). Подробнѣе будетъ сказано въ лекц. VIII.

AABBCcDDEEFFgg = черныя
AABBCcDdEEFFgg = черныя
AABBCcdDEEFFgg = черныя
AABBCcddEEFFgg = голубыя
AABBcCDDEEFFgg = черныя
AABBcCDdEEFFgg = черныя
AABBcCdDEEFFgg = черныя
AABBcCddEEFFgg = голубыя
AABBccDDEEFFgg = коричневыя
AABBccDdEEFFgg = коричневыя
AABBccdDEEFFgg = коричневыя
AABBccddEEFFgg = свѣтлокоричн. (silverfawn).

Слѣдовательно, изъ всѣхъ возможныхъ комбинацій гаметъ въ зиготахъ **9** должно быть черныхъ, **3** — голубыхъ, **3** темнокоричневыхъ (коричневыми) и **1** свѣтлокоричневая.

Нижеслѣдующая таблица показываетъ, что конкретныя вычисленія вполнѣ согласуются съ этими теоретическими числами:

Найдено въ опытѣ:		Слѣдуетъ теоретически:
Черныхъ	67	63,56
Голубыхъ	21	21,19
Коричневыхъ . . .	20	21,19
Свѣтло-коричневыхъ	5	7,06

Какъ видно отсюда, почти точное отношеніе 9 : 3 : 3 : 1.

Въ другомъ случаѣ г-жей Дурхемъ (Durham) была скрещена черная мышь съ бѣлой. Первое поколѣніе F_1 оказалось черным, а F_2 состояло изъ 76 черныхъ, 24 коричневыхъ и 27 бѣлыхъ мышей. Исходная черная мышь P_1 — имѣла формулу **AABBCCDDEEFFgg**, а бѣлая — **aaBBccDDEEFFgg**. Формула F_1 — **AaBBCcDDEEFFgg**. Особи этого поколѣнія были, слѣдовательно, гетерозиготны въ двухъ факторахъ **A** и **C**.

Второе поколѣніе — F_2 должно, поэтому, состоять изъ $^1/_4$ бѣлыхъ и $^3/_4$ окрашенныхъ особей, а изъ послѣднихъ $^1/_4$ коричневыхъ и $^3/_4$ черныхъ. Иначе говоря: F_2 должно состоять изъ **9** частей черныхъ, **3** частей коричневыхъ и **4** частей бѣлыхъ особей. Найденныя выше числа: **76 : 24 : 27** почти точно соотвѣтствуютъ отношенію 9 : 3 : 4 (слѣдовало-бы **71**,44 : **23**,81 : **31**,75).

Для иллюстраціи болѣе сложныхъ явленій наслѣдованія признаковъ, вполнѣ выясненныхъ путемъ систематическаго гибридологическаго анализа, воспользуемся опытами Бетсона (Bateson, 14) съ курами. Куриныя расы, какъ извѣстно, такъ-же разнообразны, какъ и расы львинаго зѣва, однако здѣсь далеко еще

не удалось свести это разнообразіе къ небольшому сравнительно числу наслѣдственныхъ факторовъ, какъ это сдѣлано для львинаго зѣва. Опыты съ курами гораздо болѣе кропотливы, да и стоятъ они дороже, чѣмъ опыты съ растеніями. Едва-ли однако можно сомнѣваться, что и здѣсь мы имѣемъ тѣ-же менделирующія отличія. До сихъ поръ анализировались лишь единичные признаки, одинъ изъ нихъ форма гѣтушинаго гребня. Различныя формы гребня изображены на **рис. 18**. По изслѣдованіямъ Бетсона (Bateson) и его сотрудниковъ въ основѣ этихъ четырехъ формъ гребня лежатъ лишь два наслѣдственныхъ фактора: **R** и **P**.

Всѣ особи, лишенныя обоихъ факторовъ, слѣдовательно, имѣющія формулу **rrpp**, обладаютъ простымъ гребнемъ, какъ на **рис. 18 a.**

Особи, имѣющія только факторъ **R**, но лишенныя **P**, отличаются такимъ гребнемъ, какъ на **рис. 18 d.** — розовиднымъ гребнемъ. Слѣдовательно, это будутъ особи **Rrpp** и **RRpp**.

Тѣ же особи, которыя имѣютъ **P**, хотя бы и гетерозиготно, но совершенно лишены **R**, слѣдовательно, имѣющія формулу **rrPp** или **rrPP**, отличаются гороховиднымъ гребнемъ, какъ на **рис. 18 b.**

Всѣ особи, имѣющія, хотя бы гетерозиготно, оба фактора слѣдовательно, особи — **RrPp**, **RRPp**, **RrPP** и **RRPP**, обладаютъ орѣховиднымъ гребнемъ, какъ на **рис. 18 c.**

Само собой разумѣется, что выясненію сказаннаго предшествовалъ продолжительный гибридологическій анализъ, для котораго, между прочимъ, понадобилось селекцировать и регистрировать 12500 куръ.

Едва-ли нужно говорить, что въ отношеніи къ человѣку анализъ подобнаго рода еще менѣе примѣнялся. Здѣсь по многимъ причинамъ дѣло обставлено еще бо́льшими трудностями. Прежде всего, здѣсь мы лишены возможности управлять опытомъ по произволу. Правда, съ этимъ возможно еще мириться, такъ какъ вполнѣ возможно, получаемое нами путемъ культуры при опытахъ съ растеніями, генеологическое дерево извѣстной группы расъ и ихъ признаковъ, замѣнить просто наблюденіемъ надъ тѣмъ, что намъ дано уже самой природой, т. е. надъ родословнымъ деревомъ человѣческихъ расъ. Трудность изученія этого дерева однако заключается въ чрезвычайной сложности состава этихъ расъ. Если скрестить двѣ расы, отличающіяся 20-тью наслѣдственными факторами, то въ F_2 расщепленіе обнаружитъ крайне

пеструю картину: $(2^{20})^2$ = болѣе милліона милліоновъ различныхъ группировокъ половыхъ клѣтокъ. Если-же это пестрое F_2 будетъ дальше размножаться путемъ спариванія безъ всякаго подбора, то, по всей вѣроятности, получится населеніе, по составу напо-

Рис. 18. Форма пѣтушинаго гребня [по Бетсону (Bateson)]. a — (422) простой гребень; b — (423) гороховидный; c — (424) орѣховидный; d — (425) розовидный.

минающее то, какое имѣется въ Германіи, а между тѣмъ число менделирующихъ факторовъ, вѣроятно, гораздо больше, чѣмъ мы взяли для примѣровъ. Само собой понятно, что здѣсь приходится выбирать отдѣльные признаки, наиболѣе ясно учитываемые относительно наслѣдованія и затѣмъ уже шагъ за шагомъ расширять сферу анализа. Вообще, въ этомъ направленіи пока сдѣлано

немного. Имѣются наблюденія относительно наслѣдованія окраски глазъ и волосъ, а также нѣкоторыхъ явленій уродства.

Наиболѣе интересны изслѣдованія, касающіяся окраски глазъ, чѣмъ занимались Гурстъ (Hurst, 182, 183), Давенпортъ (Davenport, 110) и др. Правда, точныхъ результатовъ пока и здѣсь немного, можно считать, однако, установленнымъ, что цѣлый рядъ различныхъ наслѣдственныхъ факторовъ обусловливаетъ въ отдѣльности извѣстную окраску приса, т. е. здѣсь вполнѣ примѣнимо все то, что уже сказано относительно окраски волосъ у мышей, а именно, что цѣлый рядъ пигментныхъ наслѣдственныхъ факторовъ можетъ быть налицо и можетъ отсутствовать: далѣе, рядъ факторовъ вліяетъ на интенсивность окраски, подобно факторамъ **D** и **E** у мышей. Третья группа управляетъ распредѣленіемъ пигмента, подобно факторамъ **G** и **F** у мышей. Такъ, напримѣръ, имѣется наслѣдственный факторъ, обусловливающій своимъ присутствіемъ равномѣрное распредѣленіе коричневаго пигмента, вызваннаго рядомъ другихъ факторовъ, по всей передней поверхности приса. При отсутствіи этого фактора, пигментъ располагается лишь узкимъ кольцомъ вокругъ зрачка. Впрочемъ, не станемъ здѣсь вдаваться въ детали, такъ какъ все-же пока здѣсь нѣтъ еще ничего вполнѣ точно установленнаго.

Небольшое затрудненіе состоитъ въ томъ, что число различныхъ окрасокъ слишкомъ велико: нѣсколько дюжинъ оттѣнковъ легко различимы, поэтому тщательное изученіе и описаніе этихъ окрасокъ должно предшествовать каждому изслѣдованію относительно ихъ наслѣдованія.

Относительно наслѣдованія различныхъ уродствъ можно указать на данныя Фарабѣ (Farabee, 132) и Дринкуотера (Drinkwater, 122), касающіяся короткопалости (брахидактилія) **(рис. 19).** По даннымъ этихъ изслѣдователей названное уродство наслѣдуется, причемъ какъ для пальцевъ рукъ, такъ и для пальцевъ ногъ обусловливающей причиной служитъ одинъ только менделирующій факторъ.

Гораздо сложнѣе условія наслѣдованія нѣкоторыхъ аномалій глаза, надъ чемъ обширныя наблюденія производилъ Неттлшипъ (Nettleship, 261). Въ этомъ случаѣ явленіе усложняется наслѣдованіемъ, связаннымъ съ опредѣленнымъ поломъ, о чемъ будетъ еще сказано въ IX лекц.

Это почти все, что слѣдуетъ сказать въ данномъ случаѣ относительно человѣка, хотя, разумѣется, въ этомъ направленіи имѣется полная возможность сдѣлать гораздо

больше. Нельзя не пожалѣть, что, какъ антропологи, такъ и медики до настоящаго времени, вообще говоря, слишкомъ мало знакомы съ результатами новѣйшихъ изслѣдованій въ области наслѣдственности.

Правда, говорятъ и пишутъ въ настоящее время, пожалуй, даже слишкомъ много о гигіенѣ расы или объ „евгеникѣ", какъ говорятъ англичане, что свидѣтельствуетъ о наличности интереса къ вопросу, но на одномъ интересѣ, „разговорахъ и писаніяхъ" безъ детальнаго изученія законовъ наслѣдственности у человѣка далеко не уѣдешь.

Въ свѣтѣ современныхъ взглядовъ на наслѣдственность

a. b.

Рис. 19. (426.) Рентгеноскопическій снимокъ руки съ нормальными пальцами (a) и уродливой, короткопалой (b). [По Дринкуотеру (Drinkwater)].

многое, доселѣ непонятное въ этой области, когда дѣло касается человѣка, легко находитъ свое объясненіе. Приведемъ хотя бы одинъ примѣръ для иллюстраціи. Издавна уже извѣстенъ фактъ, что браки въ близкомъ родствѣ, если это явленіе повторяется, вредно отражаются на потомствѣ (хотя не всегда). Особенно вредно это (что уже замѣчено также давно), если въ томъ родѣ, гдѣ такой подборъ происходитъ, имѣется склонность къ вырожденію въ какомъ либо отношеніи. Если, напримѣръ, въ какомъ либо фамильномъ родѣ неоднократно замѣчались признаки идіотизма у отдѣльныхъ членовъ рода, то и браки между здоровыми членами такого фамильнаго рода очень часто даютъ въ потомствѣ идіотовъ. Очевидно, что идіотизмъ основанъ здѣсь на отсутствіи какого-то

наслѣдственнаго фактора. Если допустимъ, что извѣстный субъектъ въ данномъ факторѣ гетерозиготенъ и вступаетъ въ бракъ съ нормальнымъ гомозиготнымъ лицомъ, то потомство этой пары будетъ состоять изъ 50% на видъ нормальныхъ людей, но въ указанномъ факторѣ гетерозиготныхъ. Точно также не трудно сообразить, что 25% внуковъ упомянутыхъ лицъ будутъ опять таки гетерозиготны. Если теперь внуки вступятъ въ бракъ, то легко можетъ случиться, что оба брачущіеся окажутся какъ — разъ изъ 25% гетерозиготными, тогда теоретически $^1/_4$ ихъ дѣтей будетъ идіотами. Слѣдовательно, какъ склонность къ вырожденію, въ данномъ случаѣ къ идіотизму, такъ и вредъ браковъ внутри фамильнаго рода (если этотъ вредъ сказывается) основаны на гетерозиготности опредѣленнаго наслѣдственнаго фактора.

Разумѣется, это лишь упрощенная схема, служащая для того, чтобы уяснить принципъ, обычно же дѣло въ деталяхъ гораздо сложнѣе.

Очень мало мы знаемъ еще объ условіяхъ наслѣдованія при скрещиваніи отдаленныхъ человѣческихъ расъ. Существуетъ ходячее мнѣніе, что помѣсь негра и европейца занимаетъ приблизительно промежуточное между ними мѣсто и что ближайшія генераціи остаются „константными“. Первая часть этого положенія въ извѣстномъ смыслѣ правильна, „константность“ же генерацій здѣсь только кажущаяся. Дѣло въ томъ, что негръ и европеецъ отличаются другъ отъ друга въ слишкомъ многихъ наслѣдственныхъ факторахъ, напримѣръ, одна окраска кожи зависитъ отъ цѣлаго ряда наслѣдственныхъ факторовъ. Слѣдовательно, въ F_2 можно ожидать среди многихъ тысячъ особей только отдѣльныхъ единичныхъ индивидовъ, являющихся чистыми неграми или европейцами, подавляющая-же масса будетъ представлять пеструю смѣсь признаковъ обѣихъ расъ, будетъ выглядѣть опять **приблизительно** такъ, какъ F_1. Это и показываетъ наблюденіе. Дѣти помѣсныхъ родителей обычно подобны имъ, однако извѣстны случаи, конечно, немногочисленные (что вполнѣ понятно), когда отъ такихъ помѣсей, съ чернымъ цвѣтомъ кожи, рождались дѣти бѣлыя и блондины. Очевидно, дѣло здѣсь обстоитъ такъ-же, какъ и при скрещиваніи видовъ растеній, различающихся только въ менделирующихъ факторахъ, о чемъ будетъ рѣчь въ главѣ XII.

Я не стану приводить дальнѣйшихъ примѣровъ такого анализа главнымъ образомъ потому, что лишь немногіе виды, какъ растеній, такъ и животныхъ, изслѣдованы детально и систематически. Для лицъ, которые заинтересовались бы частностями той или иной группы растеній или животныхъ, не-

обходимо обратиться къ спеціальной литературѣ. Нижеслѣдующій списокъ растеній и животныхъ, для которыхъ уже имѣются данныя гибридологическаго анализа съ нѣкоторыми результатами, облегчитъ желающему оріентировку въ вопросѣ.

Растенія.

Antirrhinum Baur 17, 18, 21, 23. Hurst 181. de Vries 395. Wheldale 410, 412, 414.
Aquilegia Baur 23.
Atropa Bateson 14 (I).
Avena Nilsson-Ehle 264.
Brassica Sutton 360.
Campanula Correns 78.
Capsella Shull 312, 322, 323.
Datura Bateson 14 (I) (II). de Vries 395.
Digitalis Keeble 197.
Fragaria Millardet 243. Solms 328.
Gossypium Balls 3.
Helianthus Shull 319.
Hieracium Mendel 242. Ostenfeld 268—270.
Hordeum Biffen 28. Blaringhem 34, 36.
Hyoscyamus Correns 72, 73, 75.
Lathyrus Bateson 14. Hurst 181.
Matthiola Bateson-Saunders 14 (I—III). Correns 65. Tschermak 379, 383.
Melandrium Bateson 14 (I). Baur 23. Correns 72. Shull 325, 326.
Mimulus Correns 78.
Mirabilis Correns 70, 72, 81, 88, 89, 90. Marryat 237.
Nicandra Bitter 30.
Nicotiana Lock 224.
Oenothera Gates 144—146. Mac. Dougal 235. de Vries 395, 400—402.
Orchideae Hurst 175.
Papaver Hurst 181. de Vries 395.
Petunia Saunders 305.
Phaseolus Emerson 129, 130. Fruwirth 139. Johannsen 190, 191. Mendel 241. Shull 313, 314, 320. Tschermak 376, 377, 379, 380.
Phyteuma Correns 73.
Pisum Bateson 14 (II). Correns 64. Darbishire 102. Fruwirth 137, 139. Hurst 177. Keeble 199. Lock 221, 222. Mendel 241. Tschermak 374, 376, 377, 379, 380.
Polemonium Correns 73.
Primula Bateson-Gregory 12. Hurst 181. Keeble 198.
Ranunculus Bateson 14 (II).
Raphanus Correns 73.
Rubus Lidforss 218, 219.
Salvia Bateson 14 (II).
Secale v. Tschermak 384.
Solanum (lycopersicum) Hurst 181. Price-Drinkard 281. — *(tuberosum)* Redcliffe 295.
Triticum Biffen 26, 29. Hurst 176. Nilsson-Ehle 264, 265.
Verbascum Shull 319.
Vicia Fruwirth 130.
Viola Brainerd 44—48.
Zea Correns 63, 67, 69. Lock

221. Shull 315, 318. de Vries 390. Webber 403.

Животныя.

Abraxas Doncaster 115, 116.
Amblystoma Haecker 160, 161.
Aphidae Stevens 349.
Bombyx Coutagne 91. Kellog 200. Mc. Cracken 232. Toyama 369—372.
Bos Spillman 332.
Canis Lang 215.
Cavia Castle 53, 55. Sollas 327.
Columba Staples-Browne 348.
Crioceris Lutz 229.
Drosophila Castle 61. Morgan 253.
Equus Bateson 10. Hurst 180.
Felis Doncaster 113. Przibram 282.
Gallus Barfurth 5. Bateson 14 (I—V). Davenport 106. Goodale 153. Hurst 178, 181. Pearl-Surface 272. Spillman 337.
Helix Lang 211—213.
Homo Bateson 8, 9. Castle 59. Davenport 110, 111. Drinkwater 122. Farabee 132. Gossage 154. Hurst 182, 183. Lutz 229. Nettleship 261. Punnett 290.
Leptinotarsa Tower 368.
Lepus Castle 53, 57, 62. Hurst 179, 181.
Lina Mc. Cracken 230, 231.
Mantis Przibram 283, 284.
Mus(musculus) Castle 54. Cuénot 94—100. Darbishire 103. Davenport 104. Durham 123. v. Guaita 155. Haake 156. Hagedoorn 163, 165, 166. Morgan 248, 250. Plate 275.
(rattus und decumanus) Crampe 93. Doncaster 114. Morgan 251. Mudge 255—256.
Ovis Davenport 105. Wood 425.
Papilio Jacobson 184. de Meijere 240.
Pararge Bateson 14 (I).
Pieris Bateson 14 (I).
Serinus Davenport 109. Durham 124. Galloway 142. Noorduyn 266.
Sus Spillman 330, 334, 336.

Въ заключеніе остановимся еще на одномъ сложномъ расщепленіи въ F_2. Если произвести любое скрещиваніе и прослѣдить его до F_2, то, смотря по формулѣ исходныхъ особей, въ F_2 получается болѣе или менѣе сложное расщепленіе. Спрашивается, что произойдетъ, если предоставить генераціи F_2 размножаться дальше самостоятельно? Отвѣтъ будетъ очень простъ, если дѣло касается нормальнаго автогамнаго вида, какъ-то ячмень или фасоль. Въ этомъ случаѣ въ теченіе очень немногихъ генерацій гетерозиготныя особи въ процентномъ отношеніи будутъ сильно уступать гомозиготнымъ, что объясняется константностью послѣднихъ и постояннымъ расщепленіемъ первыхъ.

Гораздо сложнѣе отвѣтъ относительно аллогамныхъ ви-

довъ. Примѣръ уяснитъ намъ, въ чемъ дѣло. Допустимъ, что мы скрещиваемъ бѣлую мышь изъ гомозиготной группы съ черной, также изъ константной гомозиготной группы. Обѣ расы отличаются только въ одномъ, менделирующемъ наслѣдственномъ факторѣ. Одна изъ нихъ имѣетъ формулу **AABBCCDDEEFFgg**, слѣдовательно, черная, другая — **aaBBCCDDEEFFgg** — бѣлая. Для простоты, мы, слѣдовательно, можемъ ихъ дальше обозначать только: **AA**—черная и **aa**—бѣлая. Формула ихъ гибрида будетъ, слѣдовательно, **Aa**, и, послѣ взаимнаго скрещиванія этихъ гибридовъ, въ F_2 получится $^3/_4$ черныхъ и $^1/_4$ бѣлыхъ животныхъ.

Предоставимъ теперь возможность гетерозиготному **Aa** —F_1 поколѣнію мышей при неограниченномъ числѣ скрещиваній размножиться, такъ сказать, въ цѣлый мышиный народъ. Спрашивается, каковъ будетъ составъ этого мышинаго населенія?

Отвѣтъ гласитъ: всегда $^1/_4$ всѣхъ мышей будетъ бѣлая и $^3/_4$ черныя. Почему это такъ? — совершенно ясно. Допустимъ, что мы взяли только одну самку и одного самца изъ F_1. Тогда F_2 ихъ будетъ состоять изъ $^3/_4$ черныхъ и $^1/_4$ бѣлыхъ особей. Допустимъ, что F_2 состоитъ у насъ изъ 8 особей и именно:

1 гомозиготн. черн. самца **AA**, дальше отмѣченъ, какъ самецъ I.
2 гетерозиг. черн. самцовъ **Aa**, „ „ „ „ II и III.
1 гомозиготн. бѣлаго самца **aa**, „ „ „ „ IV.
1 гомозиготн. черн. самки **AA**, „ „ „ самка α.
2 гетерозиг. черн. самокъ **Aa**, „ „ „ „ β и γ.
1 гомозиготн. бѣлой самки **aa**, „ „ „ „ δ.

Между этими особенно важны и одинаково вѣроятны слѣдующія 16 комбинацій скрещиванія:

Самка α × самецъ I дадутъ $^4/_4$ n [10]) особей формулы **AA**.
„ α × „ II „ $^2/_4$ n **AA** и $^2/_4$ n **Aa**.
„ α × „ III „ $^2/_4$ n **AA** и $^2/_4$ n **Aa**.
„ α × „ IV „ $^4/_4$ n **Aa**.
„ β × „ I „ $^2/_4$ n **AA** и $^2/_4$ n **Aa**.
„ β × „ II „ $^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa** и $^1/_4$ n **aa**.
„ β × „ III „ $^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa** и $^1/_4$ n **aa**.
„ β × „ IV „ $^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **aa**.
„ γ × „ I „ $^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**.
„ γ × „ II „ $^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**, $^1/_4$ n **aa**.
„ γ × „ III „ $^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**, $^1/_4$ n **aa**.
„ γ × „ IV „ $^2/_4$ n **Aa**, $^2/_4$ n **aa**.

10) n = Среднее число дѣтенышей, получающихся отъ спариванія.

Самка δ × самецъ I дадутъ $^4/_4$ п **Aa**.
„ δ × „ II „ $^2/_4$ п **Aa** и $^2/_4$ п **aa**.
„ δ × „ III „ $^2/_4$ п **Aa** и $^2/_4$ п **aa**.
„ δ × „ IV „ $^4/_4$ п **aa**.

Итого: $^{16}/_4$ п **AA**, $^{32}/_4$ п **Aa**. $^{16}/_4$ п **aa**,
т. е. 4 п **AA** : 8 п **Aa** : 4 п **aa**.

Изъ данныхъ этой таблицы, гдѣ даны повторяемость комбинаціи и результирующая сумма слагаемыхъ, ясно, что составъ F_3 въ процентномъ отношеніи отдѣльныхъ категорій особей будетъ тотъ-же, что и въ F_2. Тоже самое будетъ и въ слѣдующихъ генераціяхъ, притомъ не только въ случаяхъ спариванія въ предѣлахъ одной и той-же генераціи, но и различныхъ генерацій другъ съ другомъ. Подобнымъ-же образомъ можно сдѣлать вычисленіе для F_1 и въ томъ случаѣ, если исходныя формы отличаются въ нѣсколькихъ наслѣдственныхъ факторахъ и расщепляются по болѣе сложному типу, какъ то: 9 : 3 : 3 : 1 или 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. И въ этомъ случаѣ послѣдующія генераціи обнаруживаютъ почти тотъ-же составъ, что и F_2. Слѣдовательно, если какой либо аллогамный организмъ образуетъ популяцію путемъ размноженія F_2 и при неограниченномъ скрещиваніи въ предѣлахъ популяціи, то составъ послѣдней всегда будетъ соотвѣтствовать составу первичнаго F_2 поколѣнія.

Случаи, чтобы цѣлая популяція, напримѣръ, мышей, населяющая извѣстный островъ, произошла только отъ одной единственной F_1 генераціи, конечно, въ природѣ встрѣчается очень рѣдко, однако, законъ этотъ имѣетъ болѣе широкое значеніе.

Измѣнимъ нѣсколько нашъ послѣдній опытъ. Возьмемъ исходными формами для полученія популяціи мышей слѣдующія особи: 2 гомозиготныхъ черныхъ самца **AA** (I и II), 2 гомозиготныя черныя самки **AA** (α и β), одного гетерозиготнаго чернаго **Aa** самца (III) и 1 гетерозиготную черную **Aa** самку (γ). Если допустить неограниченное спариваніе этихъ особей, то мы получимъ ближайшую генерацію, состоящую изъ гомозиготныхъ черныхъ, гетерозиготныхъ черныхъ и бѣлыхъ мышей, въ отношеніи 25 : 10 : 1.

Слѣдующая таблица иллюстрируетъ числа:

Самка α можетъ быть спарена съ самц. I и дастъ $^4/_4$ п черн. **AA** мышей.
„ „ „ „ „ „ „ „ II „ $^4/_4$ п черн. **AA** „
„ „ „ „ „ „ „ „ III „ $^2/_4$ п черн. **AA**, $^2/_4$ п черн. **Aa** мышей.
„ β „ „ „ „ „ „ I „ $^4/_4$ п черн. **AA** „

Самка β можетъ быть спарена съ самц. II и дастъ $^4/_4$ п черн. **АА** мышей.

„ „ „ „ „ „ „ III „ $^2/_4$ п **АА** и $^2/_4$ п **Аа** „

„ γ „ „ „ „ „ I „ $^2/_4$ п **АА** и $^2/_4$ п **Аа** „

„ „ „ „ „ „ „ II „ $^2/_4$ п **АА** и $^2/_4$ п **Аа** „

„ „ „ „ „ „ „ III „ $^1/_4$ п **АА**, $^2/_4$ п **Аа**, $^1/_4$ п **аа**.

Сумма всѣхъ возможныхъ спариваній: $^{25}/_4$ п **АА**, $^{10}/_4$ п **Аа**, $^1/_4$ п **аа**.

Такъ какъ всѣ комбинаціи одинаково вѣроятны, то въ результатѣ отношеніе категорій **АА : Аа : аа = 25 : 10 : 1.**

Можно упростить это вычисленіе, если прямо вычислить вѣроятность отдѣльныхъ группировокъ половыхъ клѣтокъ.

Самки α и β производятъ только гаметы **А**. Самки γ — 50% **А** и 50% **а**. Слѣдовательно, $^5/_6$ всѣхъ клѣтокъ 3 этихъ самокъ будутъ **А** и $^1/_6$ **а**. Такъ-же точно $^5/_6$ мужскихъ гаметъ 3 самцовъ будутъ **А** и $^1/_6$ **а**. Мы имѣемъ, слѣдовательно, 5 п яицъ **А** и 1 п яицъ **а** и соотвѣтственно 5 п сперматозоидовъ **А** и 1 п сперматозоидовъ **а**. Между этими 5 п **А** и 1 п **а** яйцеклѣтокъ и 5 п **А** и 1 п **а** сперматозоидовъ возможны 36 комбинацій:

$5 \times 5 = 25$ комбинацій **А** × **А**, они даютъ **АА** мышей.

$5 \times 2 = 10$ „ **А** × **а** „ „ **Аа** „

$1 \times 1 = 1$ „ **а** × **а** „ „ **аа** „

Здѣсь, слѣдовательно, получаемъ тотъ-же результатъ, т. е., что слѣдующая генерація будетъ состоять изъ **АА**, **Аа** и **аа** животныхъ въ отношеніи = **25 : 10 : 1.**

При дальнѣйшемъ размноженіи въ условіяхъ панмиксіи числовое отношеніе бѣлыхъ (**аа**) и обоихъ типовъ (**АА** и **Аа**) черныхъ будетъ сохраняться. Если извѣстна формула исходныхъ животныхъ, то для любой популяціи легко вычислить ея будущій составъ. Напримѣръ, извѣстная популяція, происшедшая отъ 2 **аа** самцовъ, 1 **АА** и 1 **Аа** самокъ, будетъ долго состоять изъ 9 частей **АА**, 30 частей **Аа** и 25 частей **аа**, т. е., изъ 64 мышей такой популяціи 9 — будутъ черными гомозиготными (**АА**), 30 — черными гетерозиготными и 25 — бѣлыми гомозиготными (**аа**).

Конечно, при этомъ безусловно предполагается, что никакихъ постороннихъ скрещиваній съ особями иного происхожденія, никакого прилива посторонней крови не было и что всѣ категоріи одинаково жизнеспособны, т. е., что селекціонный процессъ не искажаетъ явленія.

Лекція VII.

Теорія наличности и отсутствія факторовъ. Взаимоотношеніе факторовъ и внѣшнихъ признаковъ. Совмѣстное вліяніе многихъ наслѣдственныхъ факторовъ на одинъ внѣшній признакъ.

Важнѣйшимъ результатомъ предыдущей лекціи является установленіе принципа, согласно которому многочисленныя отличія, существующія между отдѣльными родями линнеевскаго вида, напр., между сотнями расъ *Antirrhinum majus*, въ сущности сводятся къ отличіямъ въ сравнительно небольшомъ числѣ наслѣдственныхъ факторовъ, единицъ отличія, или **геновъ**, какъ называетъ ихъ Іоганнсенъ.

Изъ той же лекціи мы уже знакомы съ важнѣйшими генами подобнаго рода, обусловливающими различія въ окраскѣ цвѣтовъ упомянутаго *Antirrhinum majus;* мы видѣли, что отличія между отдѣльными расами, за немногими исключеніями, основываются только на наличности или отсутствіи подобныхъ единицъ отличія или наслѣдственныхъ факторовъ. Факторы эти представляютъ собою именно то, что подчиняется закону расщепленія Менделя. Знаніе этого факта, т. е. знаніе того, что кажущееся намъ безконечнымъ число наблюдаемыхъ отличій между отдѣльными родями сборнаго вида сводится къ отличіямъ въ небольшомъ сравнительно числѣ факторовъ, — является первымъ и крупнымъ шагомъ впередъ въ изученіи явленій наслѣдственности и измѣнчивости. Вторымъ шагомъ впередъ въ томъ же направленіи является установленіе того положенія, что всѣ эти отличія основаны на наличности или отсутствіи указанныхъ основныхъ единицъ отличія, наслѣдственныхъ факторовъ или геновъ. Каждая данная родня либо обладаетъ опредѣленнымъ наслѣдственнымъ факторомъ, либо послѣдній вовсе отсутствуетъ въ ней.

Корренсъ (Correns, 70) первый высказалъ мысль, что единицы отличія, подчиняющіяся закону Менделя, можно опредѣлить, какъ „наличность опредѣленной способности“, а всѣ различія между родями сборнаго вида разсматривать, какъ результатъ

присутствія и „отсутствія“ единицъ отличія. Бетсонъ (Bateson, 11) и Шуллъ (Shull, 321) развили эту мысль въ теорію, получившую названіе „Presence and Absence-Theorie“, т. е. „теоріи наличности и отсутствія наслѣдственныхъ факторовъ“, расщепляющихся по Менделю.

Пользуясь этой теоріей, какъ рабочей гипотезой, въ настоящее время ведутъ свои изслѣдованія многочисленные послѣдователи Менделя. Для упрощенія записей наблюденій, въ связи съ упомянутой теоріей, различными изслѣдователями примѣнялись различные знаки, различныя формулы. Въ частности поступаютъ такъ: каждую данную единицу отличія между двумя родями сборнаго вида, подчиняющуюся при наслѣдованіи закону Менделя, обозначаютъ большой буквой въ томъ случаѣ, если наблюдаемый нами признакъ, на основаніи котораго мы судимъ о наличности данной единицы отличія, проявляется одинаково или почти одинаково, какъ въ гетерозиготной, такъ и въ гомозиготной особи, или, какъ говорятъ, когда этотъ признакъ доминируетъ; соотвѣтственно этому данную единицу отличія (наслѣдственный факторъ) называютъ тогда „положительной“, или что то-же — „присутствующей“, имѣющейся въ наличности.

Вполнѣ **возможно**, разумѣется, поступать какъ-разъ наоборотъ. Такъ, когда я лично 6 лѣтъ тому назадъ нашелъ (17), что одна изъ расъ *Antirrhinum majus*, именно желтолистная, будучи скрещена съ зеленолистной расой, дала въ F_1 желто-зеленыя растенія, расщепившіяся въ F_2 по формулѣ: $^1/_4$ желтолистныхъ, $^2/_4$ желто-зеленыхъ и $^1/_4$ зеленыхъ, то формулировка, принятая мною сначала была такова:

H — факторъ, который гомозиготно — какъ **HH** — видоизмѣнилъ зеленую окраску листьевъ въ желтую, а гетерозиготно — какъ **Hh** — въ золотистую.

h — отсутствіе этого фактора, т. е. чисто зеленые листья.

Послѣ, однако, я формулировалъ такое явленіе обратно этому; а именно:

N — факторъ, который гомозиготно — какъ **NN** — измѣняетъ обычно желтую окраску листьевъ въ зеленую, и гетерозиготно — какъ **Nn** — видоизмѣняетъ желтую окраску въ золотистую, т. е. желтозеленую.

n — отсутствіе такого фактора, т. е. чисто желтая окраска листьевъ.

Какъ видно, факторъ, означенный нами въ первомъ случаѣ большой буквой, во второмъ случаѣ означенъ малой и наоборотъ.

Въ настоящее время я пользуюсь именно послѣдней формулировкой, такъ какъ многое говоритъ за то, что зеленая окраска происходитъ черезъ видоизмѣненіе желтой и что желтая окраска представляетъ собою лишь одну изъ предшествующихъ ступеней зеленой окраски: но, главнымъ образомъ, послѣдняя формулировка удобна потому, что она показываетъ, что отмѣченный раньше, какъ h (отрицательный), а сейчасъ какъ N (положительный), наслѣдственный факторъ представляетъ собою одинъ изъ членовъ той цѣпи факторовъ, остальные члены которой являются несомнѣнно всѣ положительными.

Вполнѣ возможно, конечно, что различаемые нами положительные и отрицательные факторы, да и всѣ наши представленія о томъ, что предъ нами всегда имѣется наличность или отсутствіе опредѣленной способности, совершенно не соотвѣтствуетъ *реальной дѣйствительности*, но во всякомъ случаѣ это представленіе наилучше объединяетъ всѣ наблюдаемые факты.

Являются ли въ дѣйствительности всѣ менделирующія отличія между отдѣльными роднями сборнаго вида результатомъ наличности или отсутствія „чего то матеріальнаго“, — это совершенно другой вопросъ. Хотя, повидимому, это какъ будто бы дѣйствительно такъ, но рѣшать этотъ вопросъ еще преждевременно и, во всякомъ случаѣ, онъ не входитъ въ задачи нашего „Введенія“.

Наслѣдственные факторы, познаваемые при помощи гибридологическаго анализа, какъ уже сказано, принципіально отличны отъ тѣхъ свойствъ организма, которыя воспринимаются нашими органами чувствъ. Отношеніе между ними аналогично отношенію молекулярнаго строенія химической формулы какого-либо вещества къ его внѣшнимъ свойствамъ, какъ то: удѣльный вѣсъ, запахъ, окраска, вкусъ и т. д.

Усвоивъ себѣ эту точку зрѣнія, не трудно будетъ уже представить, что одинъ и тотъ-же наслѣдственный факторъ обусловливаетъ цѣлый рядъ различныхъ внѣшнихъ свойствъ, подобно тому, какъ, напримѣръ, введеніе одного атома водорода въ бензольное ядро видоизмѣняетъ не одно какое-либо свойство бензола, напр. запахъ, но и многочисленныя другія его свойства.

Иллюстрація къ этому у насъ уже имѣется. Такъ, въ послѣдней лекціи мы говорили о наслѣдственномъ факторѣ окраски волосъ у мышей. Нами было указано, что факторъ A означаетъ „наличность способности къ образованію желтаго пигмента“. Отсутствіе этого фактора обусловливаетъ чисто бѣлую окраску.

Присутствіе-же его обнаруживается внѣшне не только въ окраскѣ волосъ, но и въ окраскѣ глазъ. Всѣ животныя, лишенныя фактора **A**, отличаются непигментированными, т. е. красными глазами. Поэтому, въ данномъ случаѣ, факторъ **A** называютъ не только „способностью къ образованію пигмента волосъ“, но и „способностью къ образованію пигмента вообще“.

То-же самое примѣнимо, напр., по отношенію къ наслѣдственному фактору окраски цвѣтовъ у *Antirrhinum*. Красный клѣточный сокъ образуется, напр., не только въ клѣткахъ эпидермиса лепестковъ, но и въ другихъ мѣстахъ; напримѣръ, эпидермальныя клѣтки листьевъ въ большей или меньшей степени содержатъ красный сокъ; это особенно ясно замѣтно на эпидермисѣ нижней поверхности листьевъ молодыхъ проростковъ.

Не трудно убѣдиться при этомъ, что окраска сока въ эпидермисѣ листа въ данномъ случаѣ обусловлена тѣми-же наслѣдственными факторами, что и въ лепесткахъ. Опыты скрещиванія показали съ полной очевидностью, что всѣ растенія, лишенныя, напр., фактора **B** (способность къ образованію всякой окраски вообще), никогда не содержатъ краснаго сока ни въ какой другой своей части. Подобно тому, какъ наличность факторовъ **B** и **F** является необходимымъ условіемъ образованія красной или красноватой окраски цвѣтковъ, наличность этихъ обоихъ факторовъ является такимъ-же обязательнымъ условіемъ появленія краснаго сока въ какомъ-либо органѣ этого растенія вообще. Изъ этого слѣдуетъ, что уже по окраскѣ проростковъ можно судить о томъ, есть ли въ наличности данный факторъ, который впослѣдствіи, конечно, наиболѣе рѣзко обнаружится въ окраскѣ цвѣтовъ.

Этимъ же путемъ легко установить, что тѣ же факторы, которые обусловливаютъ форму лепестковъ, оказываютъ свое вліяніе и на форму плода, что очень наглядно показываетъ **рис. 20.**

Отсутствіе въ львиномъ зѣвѣ фактора **E** обусловливаетъ не только пелорическую форму цвѣтка, но и форму завязи.

Въ этомъ явленіи нѣтъ ничего удивительнаго. Въ только что указанномъ примѣрѣ факторъ **E** означаетъ не „способность къ образованію зигоморфныхъ лепестковъ“, а „способность внести зигоморфію во всѣ части цвѣтка“. Распознаваніе указанной зависимости очень просто, такъ какъ подобнаго рода наслѣдственные факторы, хотя проявляютъ себя и на различныхъ органахъ, однако всегда совершенно одно-

родно, какъ то: зигоморфные лепестки, зигоморфная чашечка, зигоморфная завязь и т. д.

Нѣсколько труднѣе уже распознать, что одинъ и тотъ-же наслѣдственный факторъ, обусловливающій дикую окраску у кроли-

Фиг. 1.

Фиг. 2.

Фиг. 1 а. 2 а.

Рис. 20. (427—429). Цвѣты и завязи расы E E — 1 и 1 а и расы ee — 2 и 2 а — *Antirrhinum*. Одни и тѣ же наслѣдственные факторы обнаруживаются, какъ въ формѣ лепестковъ, такъ и въ формѣ завязи.

ковъ (цвѣтъ пасюка), обусловливаетъ у нихъ также бѣлую окраску брюшка и нижней стороны хвоста, тогда какъ всѣ особи, лишенныя этого фактора, имѣютъ всюду одинаковую окраску. Въ этомъ случаѣ существующая зависимость можетъ-быть выяснена только на основаніи того, что въ наиболѣе сложной F_2 генераціи всегда у

всѣхъ тѣхъ особей, которыя не имѣютъ дикой окраски, бѣлая окраска отсутствуетъ.

Особенно поучительный случай описанъ Нильссономъ-Эле (Nilsson-Ehle, 263a) для овса, гдѣ одинъ и тотъ-же наслѣдственный факторъ обнаружился въ различныхъ органахъ и совершенно различно.

Рис. 21 a и b (стр. 127) представляетъ колоски двухъ родней овса, которые, какъ показываетъ сравненіе, ясно различаются между собою числомъ и формою остей, степенью опушенія, а также степенью ломкости стержня: несмотря на это, обѣ эти родни различаются только однимъ факторомъ, что ясно доказано многочисленными опытами упомянутаго ученаго, который установилъ, что особи первой генераціи являются промежуточными въ отношеніи указанныхъ признаковъ **(рис. 21 c)**, а F_2 состоитъ опять изъ одной четверти особей первой родни **(рис. 21 a)**, двухъ четвертей гибридныхъ (типа **рис. 21 c**) и одной четверти особей второй родни **(рис. 21 b)**; но всѣ растенія, имѣющія изогнутыя ости на обоихъ цвѣткахъ, одновременно отличаются сильнымъ опушеніемъ, сильной ломкостью и т. д.

Очень часто именно такого рода явленія объединяютъ въ недостаточно очерченномъ понятіи „корреляціи двухъ или многихъ признаковъ", тогда какъ изъ сказаннаго видно, что въ данномъ случаѣ „одинъ единственный наслѣдственный факторъ обнаруживается въ двухъ или нѣсколькихъ различныхъ внѣшнихъ признакахъ". Я не буду пользоваться этимъ терминомъ, которому часто даютъ принципіально отличное содержаніе, тѣмъ болѣе, что понятіе корреляціи относится къ числу тѣхъ, которымъ предстоитъ подвергнуться тщательному анализу и опредѣленію съ точки зрѣнія новѣйшихъ изслѣдованій.

Гораздо труднѣе было узнать взаимную связь въ одномъ случаѣ, который удалось выяснить Саундерсъ (Saunders, 14). Этотъ случай такъ поученъ во всѣхъ отношеніяхъ, что мы поговоримъ о немъ нѣсколько подробнѣе.

Между левкоями *(Matthiola annua)* существуетъ большое число взаимно скрещивающихся группъ расъ, которыя отличаются окраской цвѣтовъ, опушеніемъ листьевъ, формой цвѣтовъ и т. д. Съ этими группами расъ левкоевъ впервые экспериментировалъ Корренсъ (Correns, 65), а потомъ въ большомъ масштабѣ произвела опыты г-жа Саундерсъ (Saunders, 14) (Rep. I—III).

Спеціально для опушенія были найдены особыя условія на-

слѣдственности, причемъ скоро оказалось, что между наслѣдованіемъ опушенія и окраски цвѣтовъ существуютъ какія-то особыя почти непонятныя отношенія.

Рис. 21. (430). a и b колоски двухъ группъ расъ овса, различающихся только однимъ наслѣдственнымъ факторомъ. Этотъ наслѣдственный факторъ обнаруживается въ присутствіи и формѣ остей, опушеніи, кромѣ того еще въ ломкости стерженька. c колосокъ гетерозиготнаго растенія съ этимъ наслѣдственнымъ факторомъ. [Изображено по оригинальнымъ рисункамъ Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle)].

Для удобства я изложу конечный результатъ опыта г-жи Саундерсъ (Miss Saunders) и затѣмъ, пользуясь окончательными данными, представлю весь ходъ эксперимента.

Положеніе вещей таково, что окраска цвѣтковъ и опушеніе у левкоевъ зависятъ отъ четырехъ факторовъ, которые мы назовемъ хотя бы **A, B, C** и **D** и которые могутъ быть опредѣлены слѣдующимъ образомъ:

A основной факторъ окраски обусловливаетъ самъ по себѣ (безъ **B**) блѣдножелтую окраску. Растенія безъ этого фактора имѣютъ **бѣлые** цвѣты.

AABBCCDD фіолетовый волосистый	AAbBCCDD фіолетовый волосистый	aABBCCDD фіолетовый волосистый	aAbBCCDD фіолетовый волосистый
AABbCCDD фіолетовый волосистый	AAbbCCDD желтый голый	aABbCCDD фіолетовый волосистый	aAbbCCDD желтый голый
AaBBCCDD фіолетовый волосистый	AabBCCDD фіолетовый волосистый	aaBBCCDD бѣлый голый	aabBCCDD бѣлый голый
AaBbCCDD фіолетовый волосистый	AabbCCDD желтый голый	aaBbCCDD бѣлый голый	aabbCCDD бѣлый голый

B — факторъ, обусловливающій красную окраску, дѣйствующій только въ присутствіи фактора **A**.

C факторъ, вызывающій модификацію въ окраскѣ отъ красной въ фіолетовую.

D факторъ, вызывающій образованіе волосковъ на листьяхъ, дѣйствующій только въ присутствіи **A** и **B**.

Когда производятъ скрещиванія различныхъ группъ расъ левкоевъ, то сначала результаты отдѣльныхъ опытовъ кажутся прямо противорѣчащими другъ другу. При помощи же только что названныхъ наслѣдственныхъ факторовъ — **A, B, C** и **D** — эти результаты легко объясняются.

Напримѣръ, мы хотимъ произвести скрещиваніе между голымъ бѣлымъ растеніемъ формулы **aaBBCCDD** и голымъ желтоватымъ формулы **AAbbCCDD.**

F_1 имѣетъ тогда формулу **AaBbCCDD.** Растенія F_1 — всѣ фіолетовыя и волосисты; фіолетовыя, такъ какъ они содержатъ, какъ **A**, такъ и **B** и **C**, и волосисты, такъ какъ содержатъ, какъ **A**, такъ и **B** и **D**. Генерація F_2, полученная отъ са-

моопыленія этихъ F_1 растеній, обнаружитъ очень своеобразное расщепленіе на: 9 частей фіолетовыхъ волосистыхъ, 3 части желтыхъ голыхъ и 4 части бѣлыхъ голыхъ. Въ деталяхъ это расщепленіе разобрано въ предыдущей схемѣ (стр. 128).

Согласно этому, мы должны получить и теоретически такой же результатъ. Въ этомъ случаѣ всѣ фіолетовыя растенія, которыя проявляются въ F_2, — волосистыя, всѣ желтыя и бѣлыя — голыя.

Другія скрещиванія даютъ, однако, также и между фіолетовыми растеніями двѣ категоріи, именно — волосистыя и голыя.

Подобный опытъ скрещиванія мы представимъ въ видѣ слѣдующей схемы:

AABBCCdd фіолетовый голый.	×			aaBBCCDD бѣлый голый	P_1
		AaBBCCDd фіолетовый волосистый			F_1
ABCD		ABCd	aBCD	aBCd	гаметы F_1
AABBCCDD фіолетовый волосистый		AABBCCdD фіолетовый волосистый	aABBCCDD фіолетовый волосистый	aABBCCdD фіолетовый волосистый	
AABBCCDd фіолетовый волосистый		AABBCCdd фіолетовый голый	aABBCCDd фіолетовый волосистый	aABBCCdd фіолетовый голый	F_2
AaBBCCDD фіолетовый волосистый		AaBBCCdD фіолетовый волосистый	aaBBCCDD бѣлый голый	aaBBCCdD бѣлый голый	
AaBBCCDd фіолетовый волосистый		AaBBCCdd фіолетовый голый	aaBBCCDd бѣлый голый	aaBBCCdd бѣлый голый	

Слѣдовательно, здѣсь въ F_2 выступаютъ слѣдующія категоріи: 9 частей фіолетовыхъ волосистыхъ, 3 части фіолетовыхъ голыхъ и 4 части бѣлыхъ голыхъ.

Всѣ эти и многочисленные другіе опыты скрещиванія по-

пятны и такъ на основаніи указанныхъ на стр. 128 менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Первоначально, конечно, нужно было добыть результаты опытовъ скрещиванія и только по нимъ уже можно было формулировать менделирующіе наслѣдственные факторы такъ, чтобы опыты сдѣлались понятными. Какъ только наслѣдственные факторы правильно формулированы, разсмотрѣніе самихъ опытовъ становится легкимъ, но, конечно, это требуетъ очень много труда и прежде чѣмъ найдено бываетъ правильное объясненіе, очень часто приходится сталкиваться и съ ложными гипотезами!

Такихъ примѣровъ, гдѣ одинъ факторъ обнаруживается въ совершенно различныхъ органахъ и, повидимому, въ совершенно различныхъ признакахъ, какъ опушеніе листьевъ и окраска цвѣтовъ, теперь уже извѣстно довольно много. Необходимое условіе того, чтобы узнать эти случаи, всегда одно и то же — продолжительный анализъ даннаго вида при помощи скрещиванія.

Мы можемъ теперь считать общимъ правиломъ, что одинъ и тотъ-же наслѣдственный факторъ можетъ проявляться въ совершенно различныхъ органахъ и весьма различнымъ образомъ, и точно также, какъ мы уже слышали раньше въ послѣдней лекціи, что одинъ и тотъ-же внѣшній признакъ, хотя бы опредѣленная окраска цвѣтовъ, можетъ зависѣть не только отъ одного, но и отъ многихъ наслѣдственныхъ факторовъ; мы можемъ даже сказать, что это бываетъ всегда.

Далѣе намъ извѣстны также случаи, когда совершенно различные наслѣдственные факторы проявляются совершенно одинаково или же очень сходнымъ образомъ. Очень хорошіе примѣры этого сообщилъ Нильссонъ-Эле (Nilsson-Ehle, 265) въ своей выдающейся работѣ — „Опыты скрещиванія овса и пшеницы“. Положеніе дѣла здѣсь таково, что скрещиваніе между пшеницей съ красными зернами и пшеницей съ бѣлыми зернами даетъ въ F_1 пшеницу съ свѣтло-красными зернами; въ F_2 кажется, будто вовсе нѣтъ никакого расщепленія, однако всѣ растенія F_2 являются также съ красными зернами, но при этомъ окраска ихъ далеко не одинаковой густоты. Частью зерна настолько темнокрасны, какъ и исходная раса, частью свѣтлѣе, въ различныхъ оттѣнкахъ, но безъ преобладанія какой-либо категоріи оттѣнка.

Такъ Нильссонъ-Эле (Nilsson-Ehle) нашелъ, что изъ семи обособленныхъ растеній F_1 послѣ такихъ скре-

щиваній 6 дали потомство только съ болѣе или менѣе темно-красными зернами и лишь одно среди 55 растеній съ красными зернами дало единственное съ бѣлыми зернами. Въ нижеслѣдующей таблицѣ указано потомство этихъ 7 растеній F_1:

Растенія F_1	F_2	
Nr.	съ красными	съ бѣлыми
I	78	0
II	30	0
III	49	0
IV	31	0
V	86	0
VI	110	0
VII	55	1

Такимъ образомъ, сразу кажется, что здѣсь нѣтъ никакого расщепленія, а если и есть, то совершенно своеобразное, еще до сихъ поръ никогда не наблюдавшееся. Гдѣ лежитъ разрѣшеніе загадки, — показалъ только анализъ генераціи F_3. Легче всего будетъ понять суть дѣла послѣ того, какъ я и здѣсь сначала дамъ результатъ, а затѣмъ опишу совсѣмъ непонятное безъ этого поведеніе генераціи F_3.

Разгадка въ томъ, что красная окраска зеренъ у пшеницы вызывается **тремя** менделирующими факторами, изъ которыхъ, однако, каждый достаточенъ самъ по себѣ, чтобы вызвать ясно выраженную красную окраску. Обозначимъ эти три фактора **R, S** и **T**, тогда формула первоначальной красной расы P_1 будетъ **RRSSTT** и формула бѣлой P_1 — **rrsstt.** F_1 тогда будетъ **RrSsTt,** причемъ подобныя растенія F_1 образуютъ 8 различныхъ категорій половыхъ клѣтокъ, а именно:

RST, RSt, RsT, Rst, rST, rSt, rsT, rst.

Эти 8 категорій могутъ соединяться въ нижеслѣдующихъ 64 различныхъ комбинаціяхъ (стр. 132).

Какъ показываетъ таблица, изъ этихъ 64 комбинацій 63 должны дать красную окраску зеренъ и только одна — бѣлую. Эти 63 красныхъ категоріи индивидовъ F_2 будутъ вести себя, однако, въ F_3 каждая въ отдѣльности совершенно различно, какъ это также ясно изъ таблицы. Такъ, первая часть (37 категорій) дастъ постоянную красную окраску F_3; вторая часть (8 категорій) въ F_3 расщепится на 63 красн. : 1 бѣл.: третья часть (12 категорій) расщепится — 15 красн.: 1 бѣл.: четвертая часть, наконецъ (6 категорій), расщепится — 3 красн. : 1 бѣл. Съ этими теоретическими заключеніями вполнѣ согласуются выводы Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle.

Прежде всего для F_2 надо ожидать, что только на 63 красных индивида можетъ встрѣтиться одинъ бѣлый. Слѣдовательно, съ нѣкоторою вѣроятностью мы можемъ разсчитывать на то, что въ генераціи F_2 могутъ встрѣтиться въ опытѣ индивиды съ бѣлыми зернами лишь въ томъ случаѣ, если въ этой генераціи имѣется нѣсколько сотенъ особей.

Возможныя комбинаціи половыхъ клѣтокъ.	F_2	F_3	Возможныя комбинаціи половыхъ клѣтокъ.	F_2	F_3
1) RST × RST	красн.	константн.	33) rST × RST	красн.	константн.
2) RST × RSt	„	„	34) rST × RSt	„	„
3) RST × RsT	„	„	35) rST × RsT	„	„
4) RST × Rst	„	„	36) rST × Rst	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.
5) RST × rST	„	„	37) rST × rST	„	константн.
6) RST × rSt	„	„	38) rST × rSt	„	„
7) RST × rsT	„	„	39) rST × rsT	„	„
8) RST × rst	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.	40) rST × rst	„	расщ. 15 красн. : 1 бѣл.
9) RSt × RST	„	константн.	41) rSt × RST	„	константн.
10) RSt × RSt	„	„	42) rSt × RSt	„	„
11) RSt × RsT	„	„	43) rSt × RsT	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.
12) RSt × Rst	„	„	44) rSt × Rst	„	„ 15 „ : 1 „
13) RSt × rST	„	„	45) rSt × rST	„	константн.
14) RSt × rSt	„	„	46) rSt × rSt	„	„
15) RSt × rsT	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.	47) rSt × rsT	„	расщ. 15 красн. : 1 бѣл.
16) RSt × rst	„	„ 15 „ 1 „	48) rSt × rst	„	„ 3 „ : 1 „
17) RsT × RST	„	константн.	49) rsT × RST	„	константн.
18) RsT × RSt	„	„	50) rsT × RSt	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.
19) RsT × RsT	„	„	51) rsT × RsT	„	константн.
20) RsT × Rst	„	„	52) rsT × Rst	„	расщ. 15 красн. : 1 бѣл.
21) RsT × rST	„	„	53) rsT × rST	„	константн.
22) RsT × rSt	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.	54) rsT × rSt	„	расщ. 15 красн. : 1 бѣл.
23) RsT × rsT	„	константн.	55) rsT × rsT	„	константн.
24) RsT × rst	„	расщ. 15 красн. : 1 бѣл.	56) rsT × rst	„	расщ. 3 красн. : 1 бѣл.
25) Rst × RST	„	константн.	57) rst × RST	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.
26) Rst × RSt	„	„	58) rst × RSt	„	„ 15 „ : 1 „
27) Rst × RsT	„	„	59) rst × RsT	„	„ 15 „ : 1 „
28) Rst × Rst	„	„	60) rst × Rst	„	„ 3 „ : 1 „
29) Rst × rST	„	расщ. 63 красн. : 1 бѣл.	61) rst × rST	„	„ 15 „ : 1 „
30) Rst × rSt	„	„ 15 „ : 1 „	62) rst × rSt	„	„ 3 „ : 1 „
31) Rst × rsT	„	„ 15 „ : 1 „	63) rst × rsT	„	„ 3 „ : 1 „
32) Rst × rst	„	„ 3 „ : 1 „	64) rst × rst	бѣл.	константн.

Поэтому, вполнѣ понятно, что изъ семи изслѣдованныхъ генераціи F_2, изъ которыхъ каждая заключала въ себѣ большею частью м е н ѣ е 64-хъ особей, только въ одной единственной было наблюдаемо одно растеніе съ бѣлыми зернами.

Полное совпаденіе теоретическихъ выводовъ и практическихъ результатовъ наблюдается однако въ генераціи F_3.

На основаніи теоріи можно было ожидать, что 63 красныхъ растенія F_2 должны въ F_3 вести себя такъ:

37 останутся константными красными,
8 расщепятся — 63 красн. : 1 бѣл.
12 „ 15 „ : 1 „
6 „ 3 „ : 1 „

Нильссонъ-Эле (Nilsson-Ehle) изслѣдовалъ 78 красныхъ растеній F_2, т. е., изъ 78 самооплодотворенныхъ растеній F_2 слѣдующая генерація культивировалась имъ на отдѣльныхъ грядкахъ въ большомъ количествѣ. Результатъ этого изслѣдованія 78 растеній я даю опять въ видѣ таблицы.

F_2 Растенія Nr.	F_3 красн.	F_3 бѣл.	F_2 Растенія Nr.	F_3 красн.	F_3 бѣл.	F_2 Растенія Nr.	F_3 красн.	F_3 бѣл.	F_2 Растенія Nr.	F_3 красн.	F_3 бѣл.
1	42	2	21	37	2	41	55	18	61	13	0
2	15	0	22	58	0	42	82	0	62	12	0
3	85	0	23	26	0	43	68	21	63	7	0
4	24	0	24	13	0	44	58	0	64	152	0
5	13	0	25	13	0	45	42	1	65	74	0
6	95	0	26	18	0	46	36	0	66	88	0
7	42	17	27	25	0	47	61	0	67	58	0
8	65	0	28	34	0	48	69	0	68	47	2
9	37	0	29	34	0	49	56	0	69	108	0
10	21	0	30	6	0	50	24	1	70	125	2
11	57	0	31	4	0	51	38	0	71	59	3
12	51	1	32	15	0	52	23	0	72	40	2
13	60	6	33	23	0	53	9	2	73	86	9
14	69	0	34	29	0	54	37	0	74	45	1
15	41	3	35	167	0	55	33	11	75	72	0
16	29	7	36	30	0	56	36	0	76	67	8
17	52	2	37	38	12	57	32	0	77	42	0
18	33	9	38	81	6	58	47	0	78	14	1
19	52	4	39	73	0	59	25	2			
20	49	0	40	61	1	60	18	0			

Такимъ образомъ, изъ 78 растеній только **50** дали красное потомство, **8** (7, 16, 18, 37, 41, 43, 53, 55) расщепились (приблизительно) на 3 красн.: 1бѣл.; **15** (1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76, 78), очевидно, расщепились въ отношеніи — 15 красн. : 1 бѣл.; **5** (12, 40, 45, 70, 74) расщепились, очевидно, на 63 красн. : 1 бѣл.

Опытомъ же послѣ найдено, что растенія F_2 — четырехъ категорій. Частота этихъ категорій (съ красными зернами) растеній F_2

должна была бы по теоріи выразиться такъ: **37** константныхъ, 8 расщепляющихся на 63 : 1; **12** — на 15 : 1; **6** — на 3 : 1. Были-же найдены въ опытѣ числовыя отношенія 50 : 5 : 15 : 8; т. е. получается впечатлѣніе, что имѣется слишкомъ много константныхъ красныхъ. Однако весьма вѣроятно, что между кажущимися константными красными большая часть расщепилась въ отношеніи — 63 : 1: но вслѣдствіе незначительнаго количества индивидовъ это расщепленіе осталось незамѣтнымъ.

Суть дѣла здѣсь заключается въ томъ, что мы изучали три независимо менделирующіе наслѣдственные фактора, изъ которыхъ каждый самъ по себѣ уже достаточенъ, чтобы вызвать ясно выраженную красную окраску.

Зёрна пшеницы, содержащей одинъ изъ 3 факторовъ, имѣютъ красную окраску, точно такое-же окрашиваніе будутъ имѣть и зёрна особи, имѣющей **два** изъ трехъ факторовъ, съ тою лишь разницею, что окраска эта будетъ нѣсколько темнѣе. Тамъ-же, гдѣ присутствуютъ всѣ три фактора, окраска будетъ еще темнѣе.

На взглядъ эти отличія оттѣнковъ мало замѣтны; особенно модификаціи третьей категоріи, трансгредируя стушевываютъ оттѣнки. Поэтому, въ F_2 въ данномъ случаѣ нельзя отличить по виду растеніе **SSrrtt** отъ растенія — **SSRRtt**. Все, что можетъ отмѣтить глазъ, это то, что красныя особи F_2 неодинаково интенсивно окрашены.

Это явленіе — усиленіе внѣшняго проявленія признака суммарнымъ дѣйствіемъ нѣсколькихъ факторовъ, изъ которыхъ каждый самъ по себѣ уже въ состояніи вызвать данный признакъ въ извѣстной степени его проявленія — встрѣчается часто.

Разберемъ вкратцѣ еще одинъ случай, установленный также Нильссономъ-Эле (Nilsson-Ehle) и представленный на **рис. 22** (стр. 135). Окраска чешуи овса зависитъ также отъ многихъ факторовъ. Извѣстны, напримѣръ, 2 фактора, изъ которыхъ каждый самъ по себѣ вызываетъ черную окраску чешуи. Въ присутствіи обоихъ факторовъ, назовемъ ихъ **S** и **Z**, растеніе имѣетъ чешуи интенсивно-черныя **(рис. 22b)**, въ отсутствіи же ихъ растеніе — **sz** имѣетъ бѣлыя чешуи **(рис. 22a)**. Растенія **Sz** и **sZ** изображены на **рис. 22c** и **22d**. Путемъ скрещиванія растенія **SZ** и **sz** получаютъ тѣ-же результаты, что и для пшеницы.

Въ случаяхъ, когда одинъ признакъ обусловливается нѣсколькими факторами, изъ которыхъ каждый дѣятеленъ уже и самъ по себѣ, создаются въ рядѣ расщепленій особыя числовыя взаимоотношенія, представляющіяся съ перваго взгляда почти парадоксальными.

Слѣдующій опытъ Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle) разъяснитъ намъ это.

Форма метелки овса зависитъ отъ многихъ самостоятельно менделирующихъ факторовъ, способныхъ каждый въ

Рис. 22. (431). Расы овса *(Avena sativa)*, отличающіяся по цвѣту чешуи. a. Раса, лишенная обоихъ факторовъ; b. оба фактора имѣются въ наличности; c и d расы, имѣющія по одному изъ двухъ факторовъ [по ориг. экземпл. Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle). Въ натурѣ окраска темно-коричневая].

отдѣльности вызвать появленіе всесторонней раскидистой метелки **(рис. 23)**, между тѣмъ какъ въ отсутствіи этихъ факторовъ метелка будетъ односторонняя **(рис. 24)**, такъ называемый „однозерновый овесъ".

Остановимся лишь на двухъ изъ этихъ факторовъ, называя ихъ **A** и **B**. Растеніе формулы **AAbb**, т. е., содержащее лишь

Рис. 23. (432). Овесъ съ отстоящей раскидистой всесторонней метелкой [по ориг. раст. Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle)]. Содержитъ лишь одинъ изъ двухъ факторовъ для раскидистости вѣточекъ метелки.

Рис. 24. (433). Одногривый овесъ (по ориг. раст. того-же изслѣдователя) не содержитъ ни одного изъ факторовъ, указанныхъ для **рис. 23.**

одинъ изъ этихъ факторовъ, будетъ метелчатый овесъ, какъ на **рис. 23.** Растеніе формулы **aaBB** будетъ съ внѣшней стороны

Рис. 25. (434). Метелки плакучаго овса [по ориг. раст. Нильссона-Эле (Nilsson-Ehle)]. Содержитъ два фактора для всесторонности и раскидистости вѣточекъ метелки.

также не отличимо отъ растенія **рис. 23.** несмотря на его иную формулу.

Растеніе-же формулы **AABB**, т. е., содержащее оба фактора,

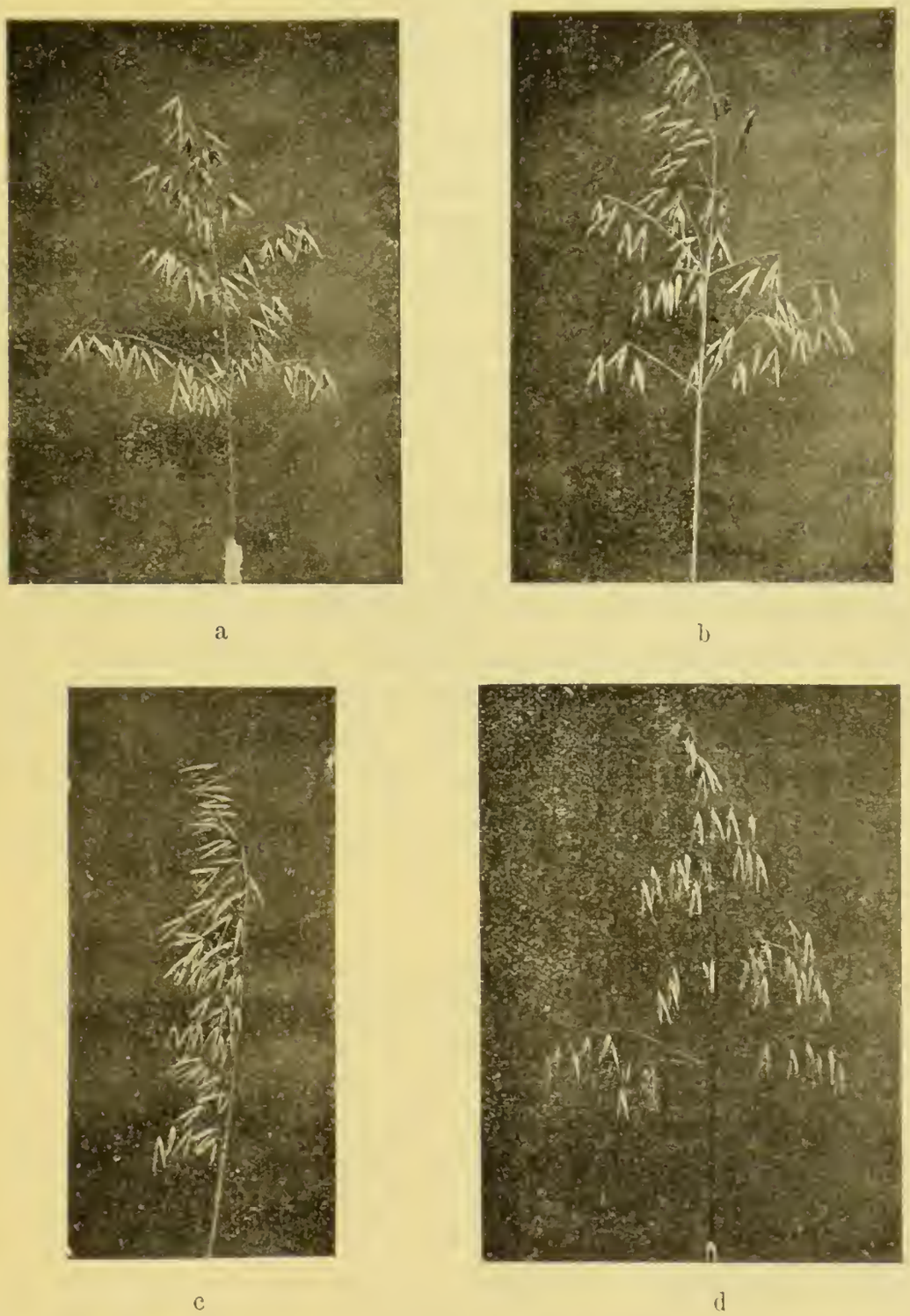


Рис. 26. (435—438). Два раст. метелчатаго овса (a и b), однозрывый овесъ (c) и плакучій овесъ (d) изъ F_2 скрещиванія a × b (по раст. Nilsson-Ehle).

представляетъ собою опять-таки метелчатый овесъ, но суммированіе дѣйствія обоихъ факторовъ для всесторонности метелки сказы-

вается въ бо́льшей раскидистости метелки и въ болѣе сильномъ отклоненіи ея вѣточекъ **(рис. 25).**

Все это совершенно соотвѣтствуетъ тому, что мы уже знаемъ относительно окраски зеренъ у пшеницы.

Если теперь скрестить одногривый овесъ **aabb** съ метелчатымъ **AAbb,** то въ F_1 получится метелчатый овесъ съ нѣсколько болѣе растопыренной метелкой, а въ F_2 послѣдуетъ расщепленіе по Менделю, причемъ одногривость является „рецессивнымъ" признакомъ въ отношеніи метелчатости. Тотъ-же результатъ даетъ и скрещиваніе растенія **aaBB** съ **aabb.**

Если же скрестить константный метелчатый овесъ формулы **AAbb (рис. 26a)** съ константнымъ-же метелчатымъ **aaBB (рис. 26b),** то въ F_1 получится опять метелчатый овесъ и въ F_2 послѣдуетъ расщепленіе, при которомъ получаются:

1. Растенія съ гораздо болѣе растопыренной метелкой, чѣмъ у родителей **(рис. 26d).**

2. Растенія, почти повторяющія типъ метелки родителей.

3. Типичный одногривый овесъ **(рис. 26c).**

Это неожиданное расщепленіе, гдѣ послѣ скрещиванія совершенно сходныхъ по виду и константныхъ формъ съ однимъ и тѣмъ-же доминирующимъ признакомъ, въ F_2 появляется рецессивная одногривая форма, объяснено Нильссономъ-Эле (Nilsson-Ehle) слѣдующимъ образомъ: первая категорія изъ трехъ выше отмѣченныхъ состоитъ, согласно теоріи, изъ особей **AABB,** вторая — изъ особей **AAbb. aaBB. AaBb** и т. д. и третья изъ особей формулы **aabb,** которыя должны были при данномъ скрещиваніи отщепиться.

Послѣ всего того, что сказано нами до сихъ поръ, можно думать, нами уже достаточно выяснено взаимоотношеніе между понятіями: „наслѣдственная единица", или что то-же „единица отличія", наслѣдственный „факторъ" и внѣшне воспринимаемымъ нами признакомъ организма. Напрашивается однако вопросъ, есть-ли какое-либо взаимоотношеніе между числомъ факторовъ, въ которыхъ двѣ данныя родни различаются и величиною морфологическихъ между ними отличій. На этотъ вопросъ надо отвѣтить отрицательно. Двѣ родни могутъ отличаться въ очень немногихъ факторахъ при большихъ морфологическихъ отличіяхъ и наоборотъ. Одно и тоже морфологическое отличіе въ одномъ случаѣ можетъ покоиться на значительномъ, въ другомъ на ничтожномъ различіи въ факторіальной формулѣ. Это прекрасно можно иллюстрировать на опытахъ съ *Antirrhinum.*

Константная бѣлая раса съ такой окраской цвѣтка, какъ указано на **табл. X, фиг. 1** и константная чернокрасная, какъ на **табл. I. фиг. 10.** при извѣстныхъ условіяхъ могутъ отличаться другъ отъ друга только въ одномъ единственномъ факторѣ, а именно, чернокрасная раса можетъ имѣть формулу: **BBCCFFAARRMMLLDDgg**, бѣлая — **bbCCFFAARRMMLLgg**; но съ другой стороны, растеніе, напр., изъ бѣлой расы можетъ имѣть и формулу **bbccffaarrmmlldd GG**, слѣдовательно, отличаться въ 9 факторахъ, тогда какъ по внѣшнему виду мы не будемъ различать ихъ.

Было бы излишнимъ приводить дальнѣйшіе примѣры такого рода случаевъ. Изъ раньше даннаго матеріала каждый самъ легко можетъ отыскать данныя для доказательства того, что число наслѣдственныхъ факторовъ не стоитъ ни въ какой связи съ величиною морфологическихъ отличій.

Особенно мелкія морфологическія отличія между „элементарными видами“ сборныхъ видовъ (напр., *Draba verna*) очень часто покоятся на большомъ числѣ независимо менделирующихъ факторовъ[11]).

Многочисленныя наблюденія надъ мнимо неменделирующими гибридами находятъ въ этомъ свое объясненіе. Легко себѣ представить, насколько трудно анализировать и даже констатировать расщепленіе, если внѣшнія отличія между категоріями, получающимися при расщепленіи, очень малы и вдобавокъ „трансгредируютъ“ (стр. 78).

11) Очень рѣзко замѣтно это изъ неопубликованныхъ еще мною изслѣдованій элементарныхъ видовъ *Antirrhinum Orontium*.

Лекція VIII.

Особыя числовыя отношенія во второмъ поколѣніи — F_2 и ихъ причины. Возможность существованія комбинацій, вовсе не дающихъ жизнеспособнаго потомства. Притяженіе факторовъ. Отталкиваніе факторовъ. Различія между мужскими и женскими половыми клѣтками одного и того-же индивида. Такъ называемыя „нечистыя" расщепленія.

Помимо разсмотрѣнныхъ въ предыдущей лекціи усложненій, обусловливающихъ съ перваго взгляда непонятные результаты, намъ извѣстны еще нѣкоторыя явленія, которыя во второмъ поколѣніи — F_2 вызываютъ расщепленіе, въ числовомъ отношеніи совершенно уклоняющееся отъ обычнаго.

Одинъ изъ случаевъ такого рода изслѣдованъ и выясненъ Корренсомъ (Correns, 69). Этотъ изслѣдователь скрещивалъ двѣ расы маиса: одну, содержавшую въ эндоспермѣ сѣмянъ крахмалъ, другую, содержавшую вмѣсто крахмала декстринъ. Уже по наружному виду возможно различать сѣмена, содержащія въ эндоспермѣ крахмалъ отъ сѣмянъ, содержащихъ декстринъ. Первыя плотно набиты и имѣютъ совершенно гладкую поверхность, вторыя морщинисты **(рис. 27)**. При скрещиваніи, первое поколѣніе — F_1 — имѣетъ крахмалистыя сѣмена, второе поколѣніе — F_2 — обычно состоитъ изъ $^3/_4$ крахмалистыхъ сѣмянъ и $^1/_4$ сѣмянъ, свойственныхъ декстриновой расѣ. Очевидно, слѣдовательно, что крахмалистая раса обладаетъ факторомъ, способнымъ преобразовывать декстринъ въ крахмалъ. У декстриновой расы факторъ этотъ, очевидно, отсутствуетъ.

Однако при скрещиваніи опредѣленной крахмалистой расы, „бѣлой острозернистой", съ столь-же опредѣленной декстриновой расой — „черной сахарной" — обнаруживаются уклоненія отъ указанныхъ явленій. Первое поколѣніе, — F_1 —, какъ и ожидали, имѣетъ всѣ зерна крахмалистой расы, но второе поколѣніе, — F_2 —, содержитъ сверхъ ожиданія не $^3/_4$ крахмалистыхъ и $^1/_4$ декстриновыхъ зеренъ, а много, даже слишкомъ много, крахмалистыхъ и очень мало декстриновыхъ зеренъ. Изъ 8924 индивидовъ второго поколѣнія, — F_2 —, 7531 содержали крахмалъ въ эндоспермѣ

и только 1393 — декстринъ, вмѣсто отношенія 6693 : 2231. Принимая во вниманіе, что опытъ проходилъ при большомъ числѣ индивидовъ, такой результатъ нельзя считать случайнымъ, очевидно, въ основѣ его лежатъ опредѣленныя причины. Корренсъ (Correns) занялся выясненіемъ этихъ возможныхъ причинъ. Прежде всего указанный результатъ могъ быть слѣдствіемъ того, что имѣющіяся въ наличности двѣ категоріи половыхъ клѣтокъ второго поколѣнія — F_2 — развились не въ одинаковомъ количествѣ. Если-бы, напримѣръ, половыя клѣтки, содержащія факторъ, способный превращать крахмалъ въ декстринъ и такія-же клѣтки, лишенныя этого фактора, развились не въ количествѣ 50% общаго количества каждая, а, допустимъ, 60% первой категоріи и 40% второй, то во второмъ поколѣніи — F_2 — мы какъ-разъ нашли бы тѣ числовыя отношенія, какія получены опытомъ.

a b c

Рис. 27. (439). Зерна кукурузы. *a* — зерно декстриновой расы; *c* — крахмалистой расы; *b* — результатъ ксеніи (лекц. XIII): по Корренсу (Correns).

Вопросъ о томъ, развиваются ли половыя клѣтки каждой изъ двухъ категоріи въ одинаковомъ или неодинаковомъ числѣ, разрѣшается только экспериментально, просто посредствомъ возвратнаго скрещиванія съ исходной родительской формой, не содержащей фактора, образующаго крахмалъ. Если бы гибридъ производилъ по 50% общаго количества половыхъ клѣтокъ каждой категоріи, т. е., какъ обладающихъ крахмалообразующимъ факторомъ, такъ и лишенныхъ этого фактора, то въ такомъ случаѣ возвратное скрещиваніе съ указанной родительской формой дало-бы 50% индивидовъ, содержащихъ крахмалъ и такое-же количество индивидовъ, содержащихъ декстринъ. Если же гибридъ производилъ бы 60% съ названнымъ факторомъ, а 40% безъ него, то такое скрещиваніе должно было-бы дать 60% крахмалосодержащихъ индивидовъ и 40% индивидовъ-декстриновыхъ. Слѣдовательно, отношеніе количества половыхъ клѣтокъ обѣихъ категоріи въ гибридахъ какъ-разъ и выясняется при возвратномъ скрещиваніи.

Опыты Корренса (Correns) въ этомъ направленіи показали, что изъ 1769 индивидовъ, полученныхъ путемъ указаннаго скрещиванія, 898 содержали крахмалъ, 871 — декстринъ: ясно, слѣдовательно, что гибридъ образовывалъ половыя клѣтки обѣихъ категорій въ одинаковомъ числѣ.

Разъ это установлено, то этимъ самымъ падаетъ допущенное нами теоретически объясненіе упомянутыхъ выше отклоненій числовыхъ взаимоотношеній во второмъ поколѣніи — F_2 — при самоопыленіи. Единственнымъ объясненіемъ послѣ этого остается предположеніе, что изъ числа четырехъ возможныхъ комбинацій половыхъ клѣтокъ обѣихъ категорій не всѣ съ одинаковой легкостью осуществляются, что, напримѣръ, между двумя половыми клѣтками, не имѣющими крахмалообразующаго фактора, половой актъ вовсе не имѣетъ мѣста, или онъ очень рѣдокъ; или-же, наконецъ, если онъ и состоялся, то въ результатѣ его получается нежизнедѣятельное потомство. Вѣроятность этого объясненія находитъ себѣ подтвержденіе въ другомъ наблюденіи Корренса (Correns), гдѣ обнаружилось, что всѣ половыя клѣтки, передающія одинъ опредѣленный наслѣдственный факторъ (способность къ образованію голубого слоя клеѣковины), только въ исключительныхъ случаяхъ даютъ жизнеспособное потомство при взаимномъ оплодотвореніи. Гомозиготная голубая раса даетъ при самоопыленіи очень плохія сѣмена, являясь такимъ образомъ до извѣстной степени безплодной при самоопыленіи, „автостерильной“. Гибриды между этой автостерильной голубой расой и автогенной не голубой даютъ во второмъ поколѣніи — F_2 —, какъ голубые автостерильные, такъ и неголубые автогенные индивиды. Этотъ фактъ едва ли можетъ имѣть иное объясненіе, какъ только то, что половой актъ между двумя половыми клѣтками, изъ которыхъ каждая содержитъ факторъ для образованія голубого слоя клеѣковины, происходитъ далеко не такъ часто, какъ между клѣтками, вовсе его не содержащими, или изъ которыхъ онъ имѣется лишь у одной.

Другая причина, далеко не рѣдко обусловливающая необычное числовое взаимоотношеніе во второмъ поколѣніи — F_2 — нежизнеспособность, отмираніе зародышей, явившихся слѣдствіемъ нѣкоторыхъ отдѣльныхъ изъ возможныхъ комбинацій половыхъ клѣтокъ. Наиболѣе простой примѣръ этого типа наблюдаемъ у *Antirrhinum* (Baur, 17,21). Нормальная, зеленая окраска листьевъ зависитъ здѣсь, какъ и вообще у всѣхъ изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи растеній, отъ цѣлаго ряда различныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, въ частности отъ слѣдующихъ:

Z — факторъ, обусловливающій окрашиваніе хроматофоровъ вообще; всѣ **zz** растенія имѣютъ совершенно безцвѣтныя хроматофоры и, слѣдовательно, совершенно бѣлые листья, способные лишь къ паразитному способу питанія. Самъ по себѣ, въ отсутствіи другихъ факторовъ, факторъ **Z** обусловливаетъ желтую окраску хроматофоровъ.

Y — вызываетъ слабо-зеленую, „хлориновую“ окраску у растеній, содержащихъ факторъ **Z**. Въ отсутствіи **Y**, какъ сказано выше, растенія, содержащія **Z**, остаются желтыми.

N — обусловливаетъ у растеній, содержащихъ факторы **Z** и **Y**, нормальную зеленую окраску хроматофоровъ.

Растенія, гомозиготныя въ отношеніи **Z** и **N**, но гетерозиготныя въ отношеніи **Y**, не будутъ чисто зелеными, окраска ихъ будетъ интенсивно желто-зеленая, которую принято называть „aurea“, „золотистой“. Растенія съ этой окраской весьма популярны въ декоративномъ садоводствѣ.

Такъ какъ всѣ индивиды съ золотистой окраской листвы гетерозиготны, то само собой понятно, что въ данномъ случаѣ также безнадежно получить константную золотистую расу, какъ и у извѣстной намъ уже изъ лекціи IV гетерозиготной расы андалузскихъ куръ.

При самоопыленіи, золотистые индивиды въ потомствѣ расщепляются на $^1/_3$ зеленыхъ и $^2/_3$ золотистыхъ растеній. Тщательное изслѣдованіе проростковъ въ самой ранней стадіи ихъ развитія показываетъ, что въ данномъ случаѣ, какъ и слѣдуетъ согласно теоріи, изъ сѣмянъ образуются $^1/_4$ зеленыхъ, $^2/_4$ золотистыхъ и $^1/_4$ желтыхъ растеній, но всѣ желтые проростки, за неспособностью къ ассимиляціи, черезъ нѣсколько дней погибаютъ, остаются въ живыхъ, слѣдовательно, только $^1/_4$ зеленыхъ и $^2/_4$ золотистыхъ. Этимъ и объясняется то числовое уклоненіе, а именно — отношеніе 1 : 2, которое наблюдается въ случаяхъ, когда моментъ изслѣдованія потомства гибрида типа **ZZYyNN** совпадаетъ съ болѣе поздней стадіей развитія проростковъ. Такъ, въ одномъ изъ моихъ опытовъ надъ такого типа растеніемъ числовой результатъ опредѣлился такъ: **573** золотистыхъ и **286** зеленыхъ растеній (какъразъ въ отношеніи 2 : 1, гдѣ при математической точности слѣдовало-бы — **572.666 : 286.333**).

Скрещиваніе золотистаго индивида съ нормально зеленымъ типа **ZZYYNN** ясно показываетъ, что золотистыя растенія совершенно нормально производятъ 50% половыхъ клѣтокъ категоріи **ZYN** и 50% **ZyN**, такъ какъ въ этомъ случаѣ въ ближайшемъ поколѣніи получается 50% золотистыхъ и такое-же количество зеле-

ныхъ растеній. Въ моемъ опытѣ изъ 1178 растеній, полученныхъ путемъ такого скрещиванія, **597** были золотистыя и **581** зеленыя (собственно 1 : 1 = **589 : 589**).

Совершенно подобный случай, гдѣ гомозиготная комбинація даетъ нежизнеспособные индивиды, въ самое послѣднее время описанъ Кестлемъ (Castle, 60a) изъ его наблюденій надъ мышами. Въ VI лекц. уже было упомянуто, что помимо тамъ названныхъ желтыхъ мышей, извѣстны и другіе типы желтыхъ животныхъ. Всѣ желтыя мыши этого второго типа, которыя доселѣ были изслѣдованы, оказывались гетерозиготными. Кестлъ (Castle), послѣ спариванія 1235 желтыхъ молодыхъ индивидовъ съ желтыми-же получилъ 800 желтыхъ, а 435 были окрашены иначе (черныя, коричневыя и т. д., смотря по формуламъ исходныхъ индивидовъ). Раньше, въ аналогичныхъ опытахъ Кюено (Cuénot, 97—100) получилъ 263 желтыя мыши и 100 иныхъ окрасокъ. Въ общемъ, потомство отъ скрещиванія желтыхъ съ желтыми въ опытахъ Кестла (Castle) и Кюено (Cuénot) состояло изъ 1063 желтыхъ и 535 иныхъ окрасокъ. Это почти точно выражается отношеніемъ 2 : 1. Точно также и результаты скрещиванія желтыхъ съ нежелтыми ясно показываютъ, что всѣ желтые индивиды этого типа — гетерозиготны. При скрещиваніи такихъ индивидовъ, наблюдаемъ въ потомствѣ въ сущности тѣ-же числовыя взаимоотношенія, что и у золотистыхъ формъ *Antirrhinum*, съ тою лишь разницею, что гомозиготныя желтыя мыши умираютъ, вѣроятно, уже въ самой ранней стадіи эмбріональнаго развитія, или же, возможно и то, что здѣсь между двумя „желтыми“ гаметами вовсе не происходитъ оплодотворенія.

Слѣдующая группа фактовъ, съ которыми мы должны познакомиться, представляетъ своеобразную особенность распредѣленія отдѣльныхъ, независимо менделирующихъ факторовъ въ половыхъ клѣткахъ извѣстнаго гибрида. Это явленіе можно назвать притяженіемъ и отталкиваніемъ наслѣдственныхъ факторовъ (coupling и spurious allelomorphism). Факты этого рода, хорошо извѣстные, собственно не многочисленны. Впервые отмѣчено было явленіе притяженія факторовъ Бетсономъ (Bateson) и его сотрудниками у *Lathyrus odoratus* испанской вики. Это растеніе было очень детально изслѣдовано въ отношеніи его факторовъ. Мы знаемъ, напримѣръ, что окраска цвѣтовъ зависитъ отъ цѣлаго ряда менделирующихъ факторовъ, которые могутъ быть формулированы слѣдующимъ образомъ:

C — первый факторъ, вызывающій красную окраску; проявляетъ себя только совмѣстно съ факторомъ **R**.

R — второй факторъ для той-же окраски, дѣятеленъ только въ связи съ **C**.

B — факторъ, модифицирующій красную окраску, обусловленную совмѣстнымъ дѣйствіемъ **C** и **R**, въ фіолетовую.

Нѣкоторые другіе факторы вліяютъ на окраску, обусловленную тремя указанными факторами **C**, **R** и **B** совершенно такъ-же, какъ факторы **D**, **G** и т. д. у *Antirrhinum*, съ чѣмъ мы уже знакомы, хотя вопросъ этотъ здѣсь въ деталяхъ не изслѣдованъ. Кромѣ того, извѣстны также факторы, которые обусловливаютъ ростъ, видъ вѣтвленія и т. д., и, наконецъ, мы знаемъ также факторъ, отъ котораго зависитъ форма пыльцы, а именно:

L — факторъ, обусловливающій продолговатую эллипсовидную форму пыльцы. Всѣ растенія, у которыхъ отсутствуетъ этотъ факторъ, т. е. растенія формулы **ll**, отличаются округлой формой пыльцы.

Если мы возьмемъ растеніе формулы **CCRRBbLl**, т. е. растеніе гетерозиготное въ отношеніи единицъ отличія **B** и **L**, то на основаніи всего, что нами раньше сказано, мы должны были-бы ожидать, во-первыхъ, что данное растеніе продуцируетъ генеративныя клѣтки четырехъ категорій: **CRBL**, **CRBl**, **CRbL** и **CRbl** въ одинаковомъ числѣ каждую категорію, и, во-вторыхъ, что эти генеративныя клѣтки встрѣчаются въ нижеслѣдующихъ 16 комбинаціяхъ:

Комбинаціи.	Внѣшній видъ индивидовъ второго покол. — F_2.	Комбинаціи.	Внѣшній видъ индивидовъ второго покол. — F_2.
CRBL × CRBL	Цв. фіолет. удлин. пыльца.	CRbL × CRBL	Цв. фіолет. удлин. пыльца.
CRBL × CRBl	„ „ „ „	CRbL × CRBl	„ „ „ „
CRBL × CRbL	„ „ „ „	CRbL × CRbL	„ красн. „ „
CRBL × CRbl	„ „ „ „	CRbL × CRbl	„ „ „ „
CRBl × CRBL	„ „ „ „	CRbl × CRBL	„ фіолетов. „ „
CRBl × CRBl	„ округл. „ „	CRbl × CRBl	„ „ округл. „
CRBl × CRbL	„ удлинен., „	CRbl × CRbL	„ красн. удлинен. „
CRBl × CRbl	„ округл. „ „	CRbl × CRbl	„ „ округл. „

Теоретически, слѣдовательно, надо ожидать, что второе поколѣніе отъ подобнаго скрещиванія будетъ состоять изъ:

$^{9}/_{16}$ растеній съ фіолетовыми цвѣтами и удлиненной пыльцой,

$^{3}/_{16}$ „ „ „ „ „ округлой „

$^{3}/_{16}$ „ „ красными „ „ удлиненной „

$^{1}/_{16}$ „ „ „ „ „ округлой „

Въ дѣйствительности, однако, опытъ даетъ совершенно другія числа. Ниже въ числовой таблицѣ даны результаты опытовъ Бетсона (Bateson) и Пеннета (Punnett) надъ такого рода расщепленіемъ 8 гетерозиготныхъ растеній. Въ этой таблицѣ въ скобки заключены тѣ числа, которыя слѣдовало бы получить теоретически, т. е., точно отвѣчающія отношеніямъ — 9 : 3 : 3 : 1. Достаточно бѣглаго взгляда на таблицу, чтобы увидѣть, какъ рѣзко различаются теоретическія отношенія и реальныя числа.

Однако, дальнѣйшій анализъ чиселъ таблицы показываетъ, что если мы возьмемъ только отношеніе чиселъ всѣхъ фіолетовыхъ ко всѣмъ красным индивидамъ, т. е. 495 + 22 = **517** фіолетовыхъ и 23 + 137 = **160** красныхъ, то получимъ почти отношеніе 3 : 1 (точно слѣдовало-бы **507**,75 : **169**,25).

Точно такое-же числовое отношеніе получимъ для всѣхъ индивидовъ съ удлиненной пыльцей ко всѣмъ индивидамъ съ округлой пыльцей, именно **518 : 159**, т. е. почти 3 : 1 (точно слѣдовало-бы **507**,75 : **169**,25).

Спрашивается, какимъ образомъ получается это взаимоотношеніе. Удовлетворительное объясненіе получаемыхъ опытомъ чиселъ даетъ теорія Бетсона (Bateson) и Пеннета (Punnett). Согласно этой теоріи, между факторами **B** и **L** существуетъ особый видъ притяженія, въ силу котораго гибридъ формулы **BbLl** изъ числа возможныхъ генеративныхъ клѣтокъ формулъ **BL, Bl, bL, bl** гораздо чаще производитъ клѣтки формулъ **BL** и **bl**, чѣмъ формулъ **Bl** и **bL**.

Растеніе №	Наблюдаемое расщепленіе.			
	Фіолет. удлин. пыльца.	Фіолет. округл. пыльца.	Красн. удлинен. пыльца.	Красн. округл. пыльца.
07. 137.	54	6	2	23
07. 138.	102	7	3	32
07. 139.	34	1	3	13
07. 140.	65	1	4	22
07. 141.	104	1	5	21
07. 143.	32	1	2	8
07. 144.	59	4	3	7
07. 145.	45	1	1	11
Найдено:	**495**	**22**	**23**	**137**
Теоретич. слѣдовало:	(**379**,6875)	(**126**,5625)	(**126**,5625)	(**42**,1875)

Если мы допустимъ, что гибридъ формулы **BbLl** образуетъ генеративныя клѣтки не въ отношеніи : **1 BL : 1 Bl : 1 bL : 1 bl**, а въ

отношеніи: **15 BL : 1 Bl : 1 bL : 15 bl** и вычислимъ, что произойдетъ во второмъ поколѣніи при самоопыленіи гибрида, то мы получимъ числа, которыя будутъ дѣйствительно очень приближаться къ полученнымъ изъ опыта.

Если произведемъ подсчетъ, то найдемъ, что, при указанномъ взаимоотношеніи генеративныхъ клѣтокъ, мы должны ожидать отношенія чиселъ индивидовъ во второмъ поколѣніи не: **9** фіолетовыхъ съ удлиненной пыльцеей : **3** фіолетовыхъ съ округлой пыльцеей : **3** красныхъ съ удлиненной пыльцеей : **1** красный съ округлой пыльцеей, а **737** фіолетовыхъ съ удлиненной пыльцеей : **31** фіолетовый съ округлой пыльцеей : **31** красный съ удлиненной пыльцеей : **225** красныхъ съ округлой пыльцеей. Въ полномъ согласіи съ этими отношеніями, т. е. 737:31:31:225, будутъ находиться тѣ отношенія, которыя даетъ намъ только что приведенная таблица: **495 : 22 : 23 : 137.** Вычисливъ съ точностью до одной сотой, мы получили бы слѣдующія величины: **485**,75:**20**,43:**20**,43:**148**,29.

Вычисленія числовыхъ отношеній, теоретически ожидаемыхъ во второмъ поколѣніи, въ случаяхъ, когда гаметы находятся въ иныхъ отношеніяхъ, чѣмъ въ отношеніи 1 : 1 : 1 : 1, довольно кропотливы и потому ниже (стр. 148) дается таблица тѣхъ числовыхъ отношеній, которыя должны наблюдаться, если различныя гаметы находятся въ отношеніи: 1 : 1 : 1 : 1; 2 : 1 : 1 : 2 и т. д. до n : 1 : 1 : n.

Совершенно такіе случаи притяженія или связи двухъ наслѣдственныхъ факторовъ наблюдалъ Бетсонъ (Bateson) у *Lathyrus* **(рис. 28).**

Мнѣ самому приходилось наблюдать такую картину расщепленія у *Antirrhinum*, которая также лишь въ указанной теоріи можетъ найти свое объясненіе. Такъ, если и не всегда, то очень часто наблюдается такое взаимное тяготѣніе факторовъ **F** и **G**, т. е. фактора, обусловливающаго красную окраску и фактора, вызывающаго рисунки въ окраскѣ цвѣтовъ *Antirrhinum*. Весьма поучителенъ слѣдующій опытъ. Растеніе формулы **FFGG**[12]), желтокрасное, узорчатое **(фиг. 11, табл. CXXV)** было скрещено съ растеніемъ формулы **ffgg**, желтымъ, лишеннымъ фактора, вызывающаго рисунокъ[13]) **(фиг. 2, табл. XXV)**: въ результатѣ въ пер-

---

12) Всѣ остальные наслѣдственные факторы отличія для упрощенія формулы опущены.

13) Гомозиготность этого желтаго растенія **gg** была опредѣлена другими опытами скрещиванія. Скрещиваніе этого растенія съ краснымъ **никогда** не давало ни одного индивида съ рисункомъ въ F_1, что наблюдалось бы, если бы данное желтое растеніе содержало факторъ **G**.

Числовыя отношенія гаметъ.				Индивиды второго поколѣнія F_2			
AB.	Ab.	aB.	ab.	съ обоими доминирующими признаками.	только съ однимъ изъ доминирующ. признаковъ.	только съ другимъ доминирующ. признакомъ.	не имѣющіе доминирующаго признака.
1	1	1	1	9	3	3	1
2	1	1	2	22	5	5	4
3	1	1	3	41	7	7	9
4	1	1	4	66	9	9	16
5	1	1	5	97	11	11	25
6	1	1	6	134	13	13	36
7	1	1	7	177	15	15	49
8	1	1	8	226	17	17	64
9	1	1	9	281	19	19	81
10	1	1	10	342	21	21	100
11	1	1	11	409	23	23	121
12	1	1	12	482	25	25	144
13	1	1	13	561	27	27	169
14	1	1	14	646	29	29	196
15	1	1	15	737	31	31	225
16	1	1	16	834	33	33	256
17	1	1	17	937	35	35	289
18	1	1	18	1046	37	37	324
19	1	1	19	1161	39	39	361
20	1	1	20	1282	41	41	400
30	1	1	30	2822	61	61	900
40	1	1	40	4962	81	81	1600
60	1	1	60	11042	121	121	3600
n	1	1	n	$3n^2+4n+2$	$2n+1$	$2n+1$	n^2

вомъ поколѣніи — F_1 — получились желто-красныя особи съ рисункомъ.

Если бы расщепленіе шло по обычной схемѣ, то во второмъ поколѣніи — F_2 — надо было бы ожидать расщепленія на растенія съ рисункомъ, красныя и желтыя, въ отношеніяхъ: **9** съ рисункомъ : **3** красныхъ : **4** желтыхъ. Опытъ, однако, показываетъ другое. Одно изъ растеній перваго поколѣнія — F_1 (A. 202), при условіи самоопыленія, расщепилось на **330** желто-красныхъ съ рисункомъ, **30** чисто желто-красныхъ и **144** желтыхъ. Другой экземпляръ того-же поколѣнія (A. 204) расщепился на **223** желто-красныхъ съ рисункомъ, **18** чисто желто-красныхъ и **166** желтыхъ.

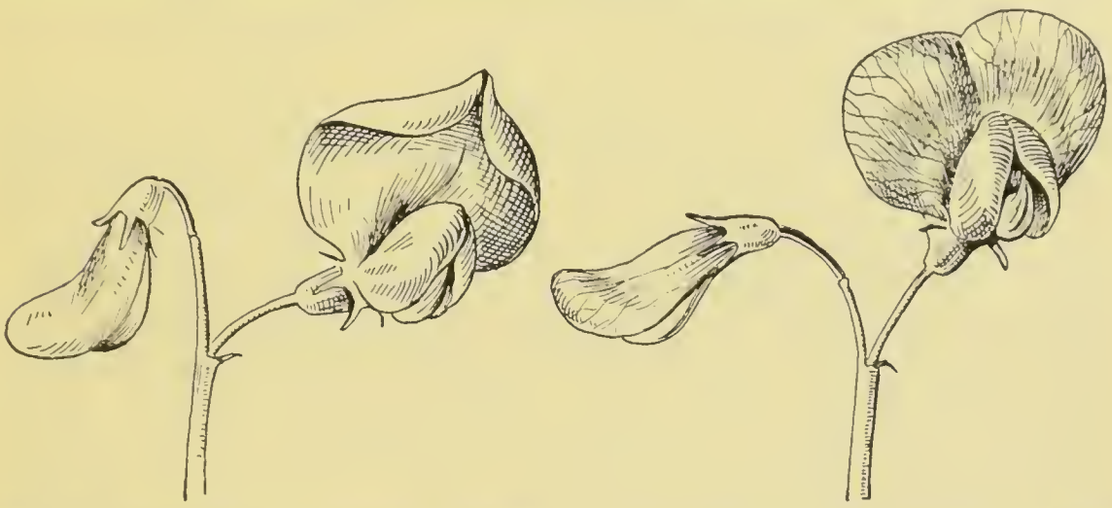


Рис. 28. (440—441). *Lathyrus odoratus L.* Свернутая (*a*) и плоская (*b*) форма флага цвѣтка (по Бетсону)

Если допустить и въ данномъ случаѣ наличность притяженія факторовъ, аналогично тому, что мы наблюдали у *Lathyrus*, т. е., что въ данномъ случаѣ также гаметы четырехъ категорій нашего гибрида образуются не въ одинаковомъ числѣ каждая категорія, а въ отношеніи: **6 FG : 1 Fg : 1 fG : 6 fg**, и если теперь вычислить, какого результата расщепленія во второй генераціи — F_2 — слѣдуетъ ожидать теоретически, то для перваго изъ нашихъ примѣровъ получатся слѣдующія числа: **344**,568 желто-красныхъ съ рисункомъ (въ дѣйствительности найдено **330**) : **33**,428 красныхъ (найдено **30**) : **125**,999 желтыхъ (найдено **144**).

* Другой гибридъ (A,668), происшедшій также отъ скрещиванія краснаго съ рисункомъ и желтаго, расщепился на 74 крас-

* Звѣздочкой отмѣчены здѣсь, какъ и дальше тѣ мѣста книги, которыя измѣнены или вновь введены въ текстъ авторомъ и появляются здѣсь впервые, такъ какъ второе нѣмецкое изданіе еще не появилось. См. „Предисловіе“, стр. IV этой книги. *Ред.*

ныхъ съ рисункомъ, 11 красныхъ и 34 желтыхъ. Такое отношеніе — 74:11:34 — надо было ожидать при наличности категорій гаметъ въ отношеніи — 4 FG : 1 Fg : 1 fG : 4 fg.*

Подобное совпаденіе, конечно, *можетъ быть* случайнымъ, однако оно заслуживаетъ того, чтобы привлечь къ себѣ вниманіе. Гипотеза, допускающая, что подобные гибриды производятъ генеративныя клѣтки различныхъ категорій въ неодинаковомъ количествѣ, допускаетъ провѣрку опытнымъ путемъ. Для этого необходимо данный гибридъ подвергнуть возвратному скрещиванію съ формой изъ той родни, которая не содержитъ *обоихъ* факторовъ, между которыми предполагается взаимное притяженіе. Въ данномъ случаѣ, напримѣръ, гибридъ **FfGg** долженъ быть скрещенъ съ формой изъ желтой родни P_1.

* Если *нормально* расщепляющійся гибридъ FfGg будетъ возвратно скрещенъ съ растеніемъ ffgg, то полученное этимъ путемъ потомство должно состоять въ отношеніи окраски изъ красныхъ съ рисункомъ, красныхъ и желтыхъ особей въ отношеніи — 1 : 1 : 2. Но если гибридъ производитъ гаметы въ отношеніяхъ — nFG : 1 Fg : 1 fG : nfg, то названныя 3 категоріи окраски при такомъ возвратномъ скрещиваніи, очевидно, проявятся въ отношеніяхъ — **n** красныхъ съ рисункомъ : **1** красный : **n + 1** желтыхъ. Дѣйствительно, выше-упомянутое растеніе A. 668, для котораго нами принято отношеніе гаметъ — 4 : 1 : 1 : 4, при скрещиваніи съ желтымъ родительскимъ растеніемъ, дало потомство, состоящее изъ **90** красныхъ съ рисункомъ особей : **22** красныхъ : **106** желтыхъ. Рядъ этотъ, какъ видимъ, очень близокъ къ ряду 4:1:5. Иначе говоря, возвратное скрещиваніе также приводитъ насъ къ заключенію, что гибридъ A. 668 производитъ свои гаметы въ отношеніяхъ — 4 FG : 1 Fg : 1 fG : 4 fg.

Замѣчательно, что во всѣхъ до сихъ поръ наблюдавшихся случаяхъ, дающихъ основаніе допускать притяженіе факторовъ, наблюдается тотъ фактъ, что это притяженіе *не всегда* осуществляется. Пока намъ не удалось выяснить, какія отношенія здѣсь существуютъ, но упомянуть объ этомъ слѣдуетъ*.

Произведенные мною лично опыты прежде всего показали, что *притяженіе между факторами* **G** и **F** *осуществляется лишь въ томъ случаѣ, если оба фактора содержатся уже въ одномъ изъ обоихъ родительскихъ исходныхъ растеній* — P_1. Иначе говоря: если одно изъ исходныхъ растеній — P_1 — имѣетъ формулу **FFGG** и другое — **ffgg**, то въ такомъ случаѣ обнаруживается взаимное притяженіе факторовъ **F** и **G**; если же одно изъ растеній P_1 имѣетъ формулу

FFgg, а другое **ffGG**, то притяженіе не проявляется и факторы **F** и **G** менделируютъ совершенно независимо другъ отъ друга. Такъ, напримѣръ, на **табл. XXVI** одно изъ растеній P_1 имѣло формулу **FFgg**, другое **ffGG**, и соотвѣтственно этому, во второй генераціи — F_2 — никакого притяженія не замѣчено. Въ видѣ схемы указанную сейчасъ допускаемую нами закономѣрность можно выразить такъ:

оба наслѣдственные фактора **F** и **G** содержатся въ одномъ изъ родительскихъ растеній P_1.	Оба наслѣдств. фактора **F** и **G** распредѣлены въ родительскихъ растеніяхъ — P_1: одно изъ нихъ содержитъ **G**, другое — **F**.
P_1 **FFGG** × **ffgg**	**FFgg** × **ffGG**
F_1 **FfGg**	**FfGg**
Взаимное притяженіе между **F** и **G**.	Отсутствіе притяженія между **F** и **G**.

* Въ цѣломъ рядѣ другихъ случаевъ, гдѣ наблюдалось взаимное притяженіе факторовъ, надъ чѣмъ особенно много экспериментировали Пеннетъ (Punnett) и Бетсонъ (Bateson.14), получались иныя соотношенія; именно: притяженіе наблюдалось въ обоихъ типахъ только что указаннаго скрещиванія, но въ каждомъ различно. Представимъ себѣ, схематизируя явленіе, что гибридъ **AaBb** полученъ путемъ скрещиванія **AB** × **ab**; въ этомъ случаѣ, по даннымъ Бетсона (Bateson), указанный гибридъ, при наличности притяженія факторовъ, образуетъ гаметы въ отношеніи — **n**AB : 1 Ab : 1 aB : **n** ab, т. е. притяженіе обнаруживается между факторами **A** и **B** съ одной стороны и между **a** и **b** съ другой. Если же гибридъ того-же типа будетъ полученъ путемъ скрещиванія **Ab** × **aB** (что вполнѣ возможно!), то гаметы его образуются въ отношеніяхъ — 1 AB : **n**Ab : : **n**aB : 1 ab, т. е. притяженіе наблюдается между **A** и **b** и между **a** и **B**.

Если гибридъ образуетъ гаметы въ такомъ своеобразномъ отношеніи — 1 : n : n : 1. — то въ F_2 это сказывается соотвѣтствующимъ своеобразнымъ числовымъ отношеніемъ категорій индивидовъ. Въ настоящее время установленъ цѣлый рядъ случаевъ, гдѣ числа, найденныя въ опытахъ, констатируютъ съ очевидностью именно такое отношеніе категорій гаметъ. Первые случаи этого рода изслѣдованы Бетсономъ (Bateson) и Пеннетомъ (Pennett) и были приняты ими какъ явленіе „spurious allelomorphism“.

Входить въ дальнѣйшія подробности по данному вопросу было-бы преждевременнымъ, такъ какъ самый вопросъ находится какъ-разъ еще въ стадіи разработки. Несомнѣнно, что для селекціи растеній и животныхъ вопросъ этотъ имѣетъ важное значеніе. По всей вѣроятности, многія явленія такъ называемой „корреляціи“ (см. лекц. XIV) основаны именно на отношеніяхъ притяженія факторовъ.*

Послѣдній изъ типа сложныхъ случаевъ расщепленія гибридовъ, подлежащій нашему разсмотрѣнію, касается условій передачи по наслѣдству махровости цвѣтковъ у левкоевъ. Махровость — признакъ, свойственный многимъ растеніямъ, вспомнимъ хотя бы розу, гвоздику, азалею, петунію и др. Морфологически махровость бываетъ различнаго типа: результатъ увеличенія числа лепестковъ, метаморфоза тычинокъ и т. д. При скрещиваніи махровой и нормальной расъ, обычно, наблюдается типичное менделированіе, но у нѣкоторыхъ растеній имѣются махровыя родни, которыя въ этомъ отношеніи даютъ результаты съ перваго взгляда совершенно непонятные. Лучшимъ примѣромъ является махровая родня левкоевъ, *Matthiola annua*.

Махровость основана здѣсь на томъ, что вмѣсто тычинокъ и пестика развивается пучекъ лепестковидныхъ образованій. Всѣ такіе цвѣты совершенно безплодны. Каждый отдѣльный экземпляръ несетъ либо только махровые, либо только нормальные цвѣты. Путемъ плохого питанія или подобными этому пріемами нельзя вызвать у махроваго экземпляра левкоя появленія нормальныхъ цвѣтовъ вмѣстѣ съ махровыми, что удается у другихъ махровыхъ растеній.

Точно также нельзя получить и сѣмянъ отъ махроваго экземпляра въ виду отсутствія у него генеративныхъ органовъ, а между тѣмъ, кто-же не знаетъ, что въ любой сѣмяноторговлѣ продаются сѣмена „махровыхъ левкоевъ“. Въ чемъ-же дѣло? Дѣло въ томъ, что кромѣ махровыхъ левкоевъ имѣются также и немахровые, подраздѣляющіеся на два типа:

1. Левкои, дающіе при самоопыленіи совершенно константное, немахровое потомство и

2. Левкои, дающіе при томъ же условіи вмѣстѣ съ немахровымъ извѣстный процентъ махроваго потомства.

Изъ этой-то немахровой родни и получаются сѣмена махровыхъ индивидовъ.

Схематически это выразится такъ:

нормально цвѣтущее растеніе изъ родни, способной производить нѣкоторый процентъ сѣмянъ, дающихъ „махровыя“ растенія.

Немахровыя растенія, дающія всѣ въ дальнѣйшемъ опять махровое и немахровое потомство, т. е.:	Махровыя растенія (безплодныя).
Немахровыя растенія, производящія снова махровое потомство, т. е.:	Махровыя растенія (безплодныя).
Такія-же немахровыя растенія, производящія и махровое потомства и т. д.	Махровыя растенія (безплодныя).

Явленіе это у левкоевъ извѣстно давно. Г-жа Саундерсъ (Saunders, 14, 305) произвела рядъ систематическихъ опытовъ скрещиванія константной немахровой расы и расы второго типа, производящей потомство двоякаго рода.

Какъ и при всякомъ скрещиваніи, опытъ можно вести двоякимъ образомъ: мѣняя взаимно опыляемый и опыляющій экземпляры. Въ обоихъ случаяхъ скрещиванія, т. е., независимо отъ того, была ли взята особь первой расы и опылена пыльцей второй, или наоборотъ, F_1 состояло только изъ немахровыхъ особей, но F_2 оказалось различнымъ въ каждомъ изъ двухъ случаевъ. Результатъ лучше всего покажетъ слѣдующая схема:

P_1 — константн. немахров. ♀ × немахров. изъ расщепляющ. родни ♂	немахров. изъ расщепл. родни ♀ × константн. немахров. ♂
F_1 — всѣ немахровые.	всѣ немахровые.
F_2 — всѣ F_1 растенія даютъ потомство, состоящее изъ **немахровыхъ** и **махровыхъ** индивидовъ.	Часть растеній F_1 даетъ **только** немахровое потомство, другая часть немахровое **и махровое.**

Г-жа Саундерсъ предложила свою гипотезу для объясненія этого явленія. Дальнѣйшія изслѣдованія опредѣлятъ цѣнность этой гипотезы. Суть же ея въ слѣдующемъ (по теоріи наличности и отсутствія факторовъ):

1. Махровость и немахровость обусловлены факторомъ **E**. т. е., всѣ растенія формулы **EE** и **Ee** имѣютъ немахровые, простые цвѣты; растенія-же формулы **ee** — махровые.

2. Тѣ родни, которыя имѣютъ простые цвѣты и „константно отщепляютъ махровыя особи", являются, слѣдовательно, всѣ гетерозиготными, но при этомъ онѣ производятъ мужскія и женскія гаметы не по общему закону, т. е. по 50% **E** и **e** женскихъ и по 50% мужскихъ, а такимъ образомъ, что мужскія гаметы принадлежатъ только къ одной категоріи, именно, къ категоріи **e**, т. е., содержатъ лишь факторъ къ образованію махровыхъ цвѣтовъ, или что то-же, отсутствіе фактора, передающаго способность къ образованію простого цвѣтка.

Гипотеза эта вполнѣ согласуется съ тѣмъ, что извѣстно до сихъ поръ относительно наслѣдованія махровости.

Если же „константно-расщепляющіяся" простыя растенія левкоевъ имѣютъ формулу **Ee** и производятъ женскія гаметы двоякаго рода **E** и **e**, а мужскія только типа **e**, то потомство ихъ, полученное путемъ самоопыленія, всегда должно состоять изъ особей двухъ категорій, а именно: **1).** Изъ особей **Ee**, въ дальнѣйшемъ константно расщепляющихся, какъ и исходная форма и **2).** Изъ особей **ee** съ махровыми стерильными цвѣтами. Наблюденіе подтверждаетъ это.

Далѣе, скрещиваніе константнаго нерасщепляющагося **EE** — индивида съ индивидомъ изъ расщепляющейся родни **Ee** должно дать слѣдующее потомство:

1. **EE** ♀ . . . . . × **Ee** ♂ . . . . . P_1
константн. немахров. раст. расщепляющ. немахров. раст.
(всѣ мужскія гаметы по теоріи **e**!).

Ee . . . . . F_1

(только одна эта категорія растеній въ F_1!)

всѣ растенія F_1 поколѣнія расщепляются въ F_2 на махровыя и простыя особи. F_2

Опытъ подтверждаетъ и это.

2. **Ee** ♀ . . . . . × **EE** ♂ . . . . . P_1
расщепляющ. немахров. раст. константн. немахров. раст.
(по теоріи производитъ женскія гаметы отчасти типа **E**, отчасти — **e**).

отчасти **EE**, отчасти **Ee** . . . . . F_1

(по внѣшнему виду всѣ эти особи одинаковы, немахровыя).

Часть растеній изъ F_2 **(EE)** должна вести себя константно, часть **(Ee)** должна расщепиться на простыя и махровыя особи. F_2

Соотвѣтствующій опытъ подтверждаетъ также и это теоретическое допущеніе.

Что касается, однако, самихъ числовыхъ отношеній расщепляющихся категорій, то теорія г-жи Саундерсъ (Saunders) не даетъ достаточнаго объясненія для пониманія ихъ закономѣрности. Дѣло въ томъ, что число производимыхъ „расщепляющимся“ индивидомъ махровыхъ особей очень различно. Въ настоящее время Саундерсъ (Saunders) пытается объяснить это тѣмъ, что простые цвѣты обусловлены не однимъ факторомъ E, а нѣсколькими, что, конечно, возможно. По всей вѣроятности, имѣются такія простыя, „расщепляющіяся“ родни левкоевъ, которыя гетерозиготны въ одномъ факторѣ, наряду съ такими, которыя гетерозиготны во многихъ факторахъ. Дальнѣйшія изслѣдованія должны разъяснить этотъ вопросъ.

Данныя селекціонеровъ, что на процентное количество махровыхъ и немахровыхъ индивидовъ оказываетъ сильное вліяніе уходъ за материнскимъ растеніемъ, Саундерсъ (Saunders) отрицаетъ. Селекціонеры сѣмянъ левкоевъ утверждаютъ даже, что процентное число махровыхъ особей у левкоевъ повышается при условіи содержанія материнской особи во время цвѣтенія въ возможно большей сухости, а не при обильной поливкѣ.

Если изложенная выше теорія правильна, то въ лицѣ расщепляющихся левкоевъ мы имѣемъ передъ собою растенія, у которыхъ мужскія и женскія гаметы одного и того-же индивида различны въ отношеніи наслѣдственной передачи признака.

Упомянемъ еще кратко о такъ называемомъ „нечистомъ“ расщепленіи, о чемъ неоднократно упоминаетъ въ своихъ работахъ, напр., Морганъ (Morgan, 246). Подъ этимъ понимаютъ расщепленіе въ родѣ того, какъ если бы, при скрещиваніи бѣлой и красной расы львинаго зѣва, въ F_2 обнаружились вдругъ не только бѣлыя и красныя особи, но также бѣлыя съ слабымъ красноватымъ оттѣнкомъ, или красныя съ бѣлыми пятнами. Такіе случаи, дѣйствительно, не рѣдки, однако никакого „нечистаго“ расщепленія здѣсь нѣтъ, никакой, такъ сказать, „взаимной инфекціи“ факторовъ не существуетъ. Все явленіе объясняется тѣмъ, что во всѣхъ такихъ случаяхъ скрещиваются расы, отличающіяся между собою во многихъ наслѣдственныхъ факторахъ, а не въ одномъ. Допустимъ, что скрещивается бѣлая раса львинаго зѣва формулы **bbCCFFAArrMMIIDDgg** съ расой формулы **BBCCFFAARRMMIIDDgg**, т. е. съ красной; полученный гибридъ будетъ имѣть формулу **BbCCFFAARrMMIIDDgg**, слѣдовательно, красный; въ F_2 онъ расщепится на красныя (**фиг. 7, таб. LXXV**),

бѣлыя **(фиг. 1. табл. LXXV)** и бѣлыя съ розовой спинкой **(фиг. 27, 28. таб. LXXV)** особи въ отношеніи — 9 красн. : 3 бѣлорозоват. : 4 бѣл. Появленіе здѣсь бѣлыхъ съ розов. спинкой особей, выглядящихъ такъ, какъ будто-бы онѣ получили нѣчто для окраски отъ фактора окраски красной расы, основано только на томъ, что скрещенныя растенія различны между собою не только въ факторѣ **B,** но и въ **R.** Этимъ путемъ объяснены всѣ точно изслѣдованные до сихъ поръ случаи „нечистаго“ расщепленія. Такихъ-же случаевъ „нечистаго“ расщепленія, которые представляли бы собою то, что хотятъ этимъ сказать, принимая терминъ въ его настоящемъ значеніи, мы не знаемъ.

Лекція IX.

Наслѣдуемость пола. Гетеростилія. Отталкиваніе наслѣдственныхъ факторовъ при наслѣдованіи пола. Неравныя отношенія доминантовъ въ обоихъ полахъ.

Послѣдняя подлежащая нашему разсмотрѣнію группа усложненій, обнаруживающихся при расщепленіи во второмъ поколѣніи — F_2 — находится въ связи съ наслѣдованіемъ пола. Прежде чѣмъ приступить, однако, къ обозрѣнію всѣхъ уже извѣстныхъ въ этой области фактовъ, мы должны заняться тѣмъ, что уже извѣстно о самомъ наслѣдованіи пола.

Конечно, исчерпать здѣсь цѣликомъ вопросъ о наслѣдованіи пола и объ опредѣляющихъ его условіяхъ не мыслимо. Это, во-первыхъ, вышло-бы изъ предѣловъ моей лекціи а, во-вторыхъ, подробное изложеніе даннаго вопроса было-бы несвоевременнымъ не только вслѣдствіе той стадіи разработки, въ которой находится въ настоящее время все то, что относится къ этой области, но и вслѣдствіе спорности всѣхъ важнѣйшихъ вопросовъ.

У всѣхъ растеній, обладающихъ половымъ размноженіемъ, мы можемъ различать двѣ совершенно разнородныя генераціи. Эти генераціи очень часто легко узнаются по виду, такъ, напр., у папоротниковъ мы знаемъ половую генерацію — „гаметофитъ“, извѣстную здѣсь подъ названіемъ проталліумъ и безполую генерацію — „спорофитъ“. Гаметофитъ имѣетъ половинное число хромозомовъ въ сравненіи съ спорофитомъ; послѣдовательность генерацій такова: изъ оплодотворенной яйцеклѣтки развивается диплодный спорофитъ (обычный папоротникъ), на немъ образуются „споры“, при образованіи которыхъ происходитъ редуктивное дѣленіе. Такимъ образомъ, спора является первой клѣточкой гаметофита. Изъ споры развивается „проталліумъ“, такъ называемый гаплодный (haplode) гаметофитъ, который производитъ половыя клѣтки.

Такую смѣну генерацій нормально гаплодной ($1\,x$ хромозомовъ) и нормально диплодной ($2\,x$ хромозомовъ) наблюдаемъ мы

у всѣхъ растеній, обладающихъ половымъ способомъ размноженія, и, собственно говоря, у всѣхъ половымъ путемъ размножающихся животныхъ. Часто, однако, половая генерація сильно редуцируется [у высшихъ растеній (фанерогамы) и почти у всѣхъ животныхъ], или наоборотъ (водоросль *Colcochaete*); или-же обѣ генераціи приблизительно въ одинаковой степени развиты (у нѣкоторыхъ водорослей, какъ, напр., *Dictyota*, *Polysiphonia* и. т. п.).

Эти двѣ генераціи —„гаплонтъ“ и „диплонтъ“— морфологически, обыкновенно, рѣзко отличаются другъ отъ друга. Припомнимъ, напримѣръ, различія между протальліумомъ и папоротникомъ, или же то, что наблюдаемъ у большинства животныхъ. Извѣстны также случаи, гдѣ обѣ генераціи морфологически совсѣмъ или почти совсѣмъ другъ отъ друга не отличаются, такъ, напр., у выше указанныхъ водорослей *Dictyota* и *Polysiphonia*.

Раздѣленіе половъ можетъ быть какъ въ одной, такъ и въ другой генераціи, но понятно, что раздѣльнополость въ половой генераціи, напр., у раздѣльнополаго мха, не то-же самое, что раздѣленіе половъ въ безполой генераціи диплода. Однополое фанерогамное растеніе, какъ напр., львиный зѣвъ, всегда раздѣльнополо въ гаметофитахъ, т. е. раздѣльнополо въ смыслѣ раздѣльнополаго мха. Это очень часто смѣшиваютъ. Поэтому, было-бы лучше для раздѣльнополости въ генераціи гаплода (гаметофитъ) и раздѣльнополости въ генераціи диплода (спорофитъ) употреблять разные термины, какъ это было предложено Блекслп (Blakeslee, 33).

Все, что мы знаемъ о наслѣдованіи половъ относится только къ раздѣльнополости въ генераціи диплода, и если впослѣдствіи будетъ идти рѣчь о раздѣльнополости, то это будетъ касаться только этой генераціи.

Во избѣжаніе недоразумѣній, я нашелъ нужнымъ посвятить этому здѣсь нѣсколько строкъ.

У многихъ животныхъ и, главнымъ образомъ, у очень многихъ растеній оба половыхъ органа развиваются на одномъ и томъ же индивидѣ. Другія животныя и растенія имѣютъ индивиды, изъ которыхъ одни имѣютъ только мужскіе, другіе только женскіе органы. Эти двѣ категоріи [оба половыхъ органа на одномъ индивидѣ (гермафродиты) и раздѣленіе на самцовъ и самокъ] являются однако далеко не единственными. У животныхъ въ большинствѣ случаевъ можно обойтись этими двумя категоріями [14]), у растеній же это не такъ просто. Мы зна-

14) Однако имѣются также и животныя со сложной раздѣльнополостью.

емъ группы растеній, которыя имѣютъ чистыхъ самцовъ[14a]) и чистыхъ самокъ и наряду съ этимъ столько же или еще больше гермафродитовъ; далѣе, имѣются растенія съ гермафродитными индивидами и чистыми самками, или съ гермафродитными индивидами и самцами. Гермафродитные индивиды у растеній могутъ быть разныхъ видовъ. Гермафродитъ можетъ имѣть оба половыхъ органа въ одномъ цвѣткѣ (обоеполый цвѣтокъ въ узкомъ смыслѣ слова), или онъ можетъ имѣть мужской и женскій половые органы, хотя на одномъ индивидѣ, но въ разныхъ цвѣтахъ (однодомныя). Далѣе, часто случается, что гермафродитные индивиды наряду съ чисто мужскими и чисто женскими имѣютъ также гермафродитные цвѣты. Всѣ тѣ растенія, которыя имѣютъ болѣе двухъ категорій половыхъ индивидовъ носятъ названіе многополыхъ. Вообще, въ отношеніи раздѣльнополости растенія отличаются большимъ разнообразіемъ.

О наслѣдованіи половъ у многополыхъ растеній собранъ за послѣднее время богатый матеріалъ. Здѣсь встрѣчается много своеобразныхъ отношеній, которыя, однако, еще не достаточно выяснены и не легко поддаются обзору. Поэтому, я ограничусь тѣмъ, что приведу только важнѣйшіе факты.

Наиболѣе обстоятельные опыты по изслѣдованію вопроса о наслѣдованіи пола были произведены Корренсомъ (Correns 84, 86, 87), къ сходнымъ результатамъ пришелъ также датскій ботаникъ Ронкіеръ (Raunkjaer).

Изслѣдованія Корренса (Correns) и Ронкіера (Raunkjaer'a) совпадаютъ въ томъ пунктѣ, что каждая форма пола производитъ преимущественно, отчасти даже исключительно, себя самое. Поясним это примѣромъ. Корренсъ (Correns) обладалъ экземплярами двухъ половыхъ формъ *Satureia hortensis*, однимъ — съ чисто женскими цвѣтками и другимъ — съ женскими и гермафродитными цвѣтами на одной вѣткѣ. Изъ сѣмянъ отъ чисто женскихъ вѣтокъ онъ получилъ почти исключительно растенія чисто женскія, изъ сѣмянъ отъ вѣтокъ съ женскими и обоеполыми цвѣтами — и притомъ безразлично, происходило ли сѣмя отъ женскихъ или отъ обоеполыхъ цвѣтовъ — наряду съ нѣкоторыми чисто женскими, опять таки преимущественно растенія съ двоякими цвѣтами. Аналогичныя условія нашелъ Корренсъ у *Silene inflata*, *Silene dichotoma* и т. д.

При этомъ достойно вниманія то, что только вѣтки съ двоякими цвѣтами могутъ размножаться посредствомъ само-

14a) Удержана терминологія подлинника. *Ред.*

опыленія. Чистыя же женскія вѣтки должны всегда подвергаться опыленію отъ вѣтокъ съ двоякими цвѣтами. Несмотря на это, все потомство этихъ женскихъ вѣтокъ было почти исключительно женскимъ. Подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій растенія *Satureia hortensis*, имѣющія женскіе и двуполые цвѣты, могутъ быть сильно модифицированы въ отношеніи формъ пола; при плохомъ питаніи, въ полномъ смыслѣ этого слова, ихъ можно побудить производить только женскіе цвѣты, при благопріятныхъ же условіяхъ питанія наоборотъ: правда, образованіе женскихъ цвѣтовъ не совсѣмъ подавлено, но только потому, что практически немыслимо окружить всѣ цвѣточныя почки благопріятными условіями питанія. Къ аналогичнымъ результатамъ въ опытахъ надъ *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae) пришли также Битеръ (Bitter, 32) и Страсбургеръ (Strasburger, 356). Раньше думали, что отъ названнаго растенія получаются только самки и самцы, впослѣдствіи же нашли, что изолированныя самки даютъ довольно много сѣмянъ, почему предполагали, что здѣсь имѣется явленіе партеногенезиса. Битеръ (Bitter) доказалъ, однако, что всѣ кажущіеся чисто женскими цвѣты имѣютъ скрыто расположенные мужскіе цвѣты и что для оплодотворенія цѣлаго ряда женскихъ цвѣтовъ достаточна пыльца этихъ собственныхъ мужскихъ цвѣтовъ. Значитъ, *Mercurialis annua* не есть обыкновенный двуполый видъ: онъ состоитъ изъ самцовъ и изъ почти чисто женскихъ гермафродитовъ, — если можно такъ выразиться.

Интересно, что при самооплодотвореніи эти гермафродиты производятъ почти исключительно себѣ подобные экземпляры. Работая надъ этимъ, Битеръ (Bitter) получилъ изъ такихъ сѣмянъ 723 гермафродита и 21 экземпляръ типичныхъ чистыхъ самцовъ. Всѣ тѣ растенія, которыя при самооплодотвореніи даютъ почти исключительно гермафродитовъ, при оплодотвореніи посредствомъ пыльцы отъ чисто мужскихъ растеній даютъ 50% самцовъ и 50% гермафродитовъ (Страсбургеръ).

Наблюденіе, что наибольшая часть потомства отъ самокъ *Mercurialis* не является чисто женскимъ, а образуетъ отдѣльные мужскіе цвѣты, послужило для Страсбургера поводомъ изслѣдовать, не производятъ ли самцы соотвѣтствующимъ образомъ отдѣльные женскіе цвѣты. И дѣйствительно, ему удалось найти 15 такихъ самцовъ. Отъ такихъ „нечистыхъ“ самцовъ оказалось возможнымъ получить потомство черезъ самооплодотвореніе и полученныя такимъ образомъ 36 растеній (изъ 74 посѣянныхъ сѣмянъ) были всѣ самцы, т. е. „нечистые“ самцы. Также и у *Mer-*

curialis объ размножающіяся черезъ самооплодотвореніе половыя формы переходятъ по наслѣдству полностью (нечистые самцы по Страсбургеру) или почти полностью (нечистыя самки по Битеру).

Я не хочу глубже вникать въ столь мало еще изслѣдованную область наслѣдованія половъ у многополыхъ растеній и ограничусь ссылкой на спеціальную литературу, главнымъ образомъ, на Корренса (Correns) и Страсбургера (Strasburger). Подробнѣе мы остановимся лишь на наслѣдованіи половъ у чисто двуполыхъ животныхъ и растеній, имѣющихъ только самцовъ и самокъ. Сдѣланныя до сихъ поръ наблюденія приводятъ къ довольно своеобразному съ перваго взгляда выводу. Поэтому, будетъ цѣлесообразнѣе познакомиться сначала съ наблюденіями, стоящими, правда, не въ тѣсной связи съ наслѣдованіемъ половъ, но могущими привести къ желанному результату,

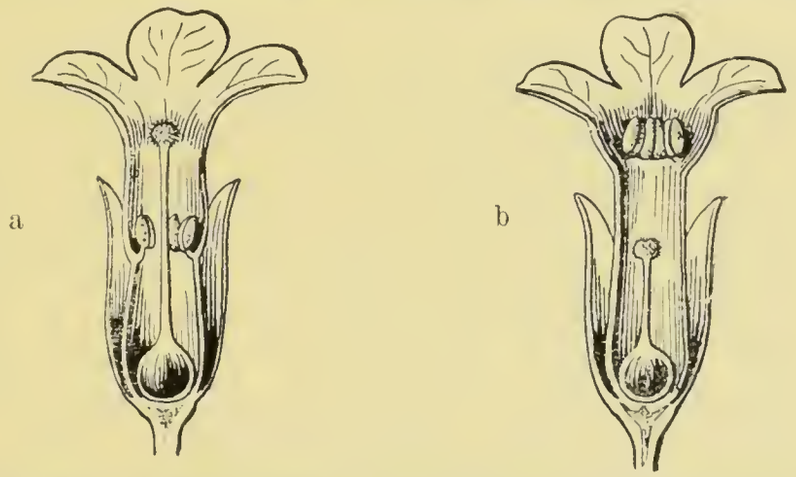


Рис. 29. (442—443). *Primula officinalis.* a) Коротко-столбчатый цвѣтокъ, b) длинно-столбчатый цвѣтокъ.

и такимъ образомъ глубже выяснить понятіе объ отношеніяхъ наслѣдованія половъ. Я говорю о наблюденіяхъ относительно наслѣдованія гетеростиліи.

Многія обоеполыя растенія, какъ, напр., первоцвѣтъ *(Primula)*, который имѣетъ оба половыхъ органа въ одномъ цвѣткѣ, т. е., гермафродитнаго типа, имѣютъ все-таки двоякаго рода индивиды. Первая категорія растеній имѣетъ цвѣты, представленные на **рис. 29a**, вторая — цвѣты типа **рис. 29b**. У одной категоріи этихъ растеній столбикъ короткій, а пыльники сидятъ высоко въ зѣвѣ цвѣтка; у другой — столбикъ длинный, а пыльники находятся глубоко въ трубкѣ вѣнчика. Это явленіе называется гетеростиліей. Первоцвѣтъ оплодотворяется при помощи насѣкомыхъ, шмелей. Шмель, который высасываетъ медъ изъ цвѣтка типа **рис. 29a**, обмазываетъ свой хоботокъ сверху пыльцой. Если

такой шмель перелетитъ на цвѣтокъ типа **рис. 29b** и начнетъ извлекать оттуда медъ, то тогда покрытое пыльцей мѣсто хоботка придетъ въ соприкосновеніе съ рыльцемъ длиннаго столбика цвѣтка и опылитъ его. Однако опыленіе не произошло-бы, если бы шмель посѣтилъ цвѣтокъ съ короткимъ столбикомъ. Наоборотъ, шмель измазавшій кончикъ своего хоботка въ длинностолбчатомъ цвѣткѣ, можетъ опылить легко и прочно только коротко-столбчатый цвѣтокъ. Такимъ образомъ, благодаря этому размѣщенію въ цвѣткѣ половыхъ органовъ, обезпечено то, что въ дѣйствительности опыленіе можетъ происходить только между коротко- и длинно-столбчатымъ растеніемъ, а не между цвѣтами одинаковаго типа. Это опыленіе обусловливается еще тѣмъ, что пыльники длинно-столбчатаго цвѣтка по своей величинѣ подходятъ только къ отверстію рыльца коротко-столбчатаго цвѣтка и наоборотъ. При помощи искусственнаго тщательнаго опыленія собственной пыльцой можно добиться, однако, и у этого первоцвѣта потомства, хотя у разныхъ первоцвѣтовъ съ различной степенью трудности (или легкости).

Довольно легко происходитъ самоопыленіе у китайскаго первоцвѣта *(Primula sinensis)*. Произведенные въ этомъ направленіи опыты Бетсона (Bateson) и Григори (Gregory, 12), привели къ слѣдующимъ результатамъ:

1. Всѣ длинно-столбчатыя растенія даютъ при самоопыленіи только длинностолбчатыя особи.
2. Короткостолбчатыя растенія, при условіи самоопыленія, даютъ короткостолбчатыя и частью коротко- и длинно-столбчатыя особи въ отношеніяхъ 3 : 1.
3. Скрещиваніе, т. е., обычный въ природѣ способъ оплодотворенія, между коротко- и длинно-столбчатымъ растеніями даетъ или только коротко-столбчатыя или коротко- и длинно-столбчатыя растенія въ отношеніяхъ 1 : 1.

Очевидно, типъ цвѣтка наслѣдуется здѣсь по законамъ расщепленія. Всѣ растенія, которыя не имѣютъ наслѣдственнаго фактора для короткостолбчатости и въ потомствѣ совсѣмъ не даютъ короткостолбчатыхъ цвѣтовъ, — назовемъ мы этотъ факторъ буквой К — будутъ длинностолбчатыми, тѣ же, которыя имѣютъ его, хотя бы и гетерозиготно, будутъ короткостолбчатыми.

Такимъ образомъ, китайскій первоцвѣтъ *Primula sinensis* состоитъ изъ двухъ расъ, менделирующихъ другъ съ другомъ: короткостолбчатой и длинностолбчатой. Обѣ расы сами по себѣ постоянны. Эти обѣ расы находятся въ природѣ въ своеобразныхъ

отношеніяхъ: ни одна изъ нихъ не можетъ существовать безъ другой и обѣ онѣ подлежатъ взаимному скрещиванію. Ниже вы услышите, какъ многое говоритъ въ пользу того, что оба пола раздѣльнополаго растенія подобнымъ же образомъ менделируютъ другъ съ другомъ и что въ сущности можно различать мужскія и женскія родни, которыя, однако, могутъ размножаться только черезъ скрещиваніе.

Фактъ, что оба пола двуполыхъ растеній наслѣдуются по законамъ расщепленія, замѣтилъ въ свое время уже Мендель. Позднѣе эта тема очень часто обсуждалась съ той-же точки зрѣнія, однако, большею частью лишь теоретически. Благодаря Корренсу (Correns, 85), въ послѣднее время былъ собранъ на основаніи цѣлаго ряда опытовъ надъ скрещиваніемъ между однополыми и двуполыми растеніями надежный экспериментальный матеріалъ. Это дало Корренсу (Correns) возможность установить рѣзко очерченную теорію наслѣдованія половъ. Ниже мы увидимъ, что эта теорія подтверждается многочисленными фактами, найденными впослѣдствіи и другими изслѣдователями.

Корренсъ работалъ, главнымъ образомъ, съ двумя видами *Bryonia* (растеніе близко родственное съ тыквой и огурцомъ). Одинъ видъ, *Bryonia alba*, одиодомнаго типа, имѣетъ женскіе и мужскіе цвѣты на одномъ и томъ же растеніи, другой видъ, *B. dioica*, двудоменъ и имѣетъ мужскіе и женскіе индивиды. Эти оба вида могутъ скрещиваться другъ съ другомъ и даютъ легко гибриды. Такимъ образомъ, мы получаемъ слѣдующую картину.

Bryonia dioica — самка, оплодотворенная посредствомъ гермафродитной *B. alba*, даетъ исключительно **женскіе** гибриды.

Возвратное-же скрещиваніе, когда гибридная *B. alba* оплодотворена самцомъ *B. dioica* — даетъ 50% самцовъ и 50% самокъ.

Изъ этихъ опытовъ слѣдуетъ, что раздѣльнополость доминируетъ надъ гермафродитизмомъ. Гибриды не гермафродиты, но раздѣльнополы.

Чтобы выяснить этотъ своеобразный видъ наслѣдованія пола въ этихъ возвратныхъ скрещиваніяхъ, изъ которыхъ одно дало только самокъ, другое — самцовъ и самокъ по 50%, Корренсъ предложилъ слѣдующую теорію. Полъ двудомнаго растенія переходитъ по наслѣдству такъ-же, какъ и менделирующій признакъ, такъ что можно, пожалуй, даже сказать, что въ данномъ случаѣ получаются мужскія и женскія расы. Сами по себѣ эти обѣ расы не могутъ размножаться и только посредствомъ скрещиванія можно

добиться потомства. При скрещиваніи доминируетъ мужской признакъ, т. е., всѣ самки гомозиготно женскія, такъ какъ женскій признакъ является рецессивнымъ; далѣе должно быть признано, что всѣ самцы по отношенію къ половому фактору гетерозиготны, такъ какъ только этимъ предположеніемъ объясняется тотъ фактъ, что послѣ оплодотворенія самки самцомъ получается въ общемъ 50% самцовъ и 50% самокъ.

Если всѣ самки гомозиготны, то онѣ производятъ такого рода половыя клѣтки, которыя обладаютъ только женскимъ факторомъ, въ случаѣ же постоянной гетерозиготности самцовъ получаются, на основаніи законовъ расщепленія, всегда двоякаго рода половыя клѣтки, именно: 50% обладающихъ мужскимъ признакомъ и 50% женскимъ.

Представимъ все, только что сказанное, въ формѣ схемы, какъ это мы уже часто дѣлали. Мы можемъ сказать, что здѣсь идетъ рѣчь о расщепленіи одного только наслѣдственнаго фактора. Индивиды, которые обладаютъ этимъ факторомъ, назовемъ его **A** — мужскіе, тѣ же, которые его не имѣютъ — женскіе. Этотъ наслѣдственный факторъ **A**, выражаясь согласно теоріи наличности и отсутствія факторовъ, можно сформулировать такъ: **A** обусловливаетъ появленіе мужскихъ половыхъ органовъ на мѣстѣ женскихъ, буква **a** будетъ тогда обозначать отсутствіе этого фактора.

На основаніи вышесказаннаго, представленное въ формѣ общепринятой схемы оплодотвореніе между самкой **aa** и самцомъ **Aa** дастъ слѣдующее.

Самка		Самецъ	
aa	×	**Aa**	P_1
всѣ только **a**	50% **A**,	50% **a** . . .	половыя клѣтки
50% **aA** (самцы) . . .	50% **aa** (самки)		F_1.

Возвратное скрещиваніе гетерозиготнаго индивида **Aa** съ гомозиготнымъ индивидомъ, обладающимъ рецессивнымъ признакомъ **aa**, дастъ слѣдующее:

50% индивидовъ съ формулой **Aa**, т. е. самцы.
50% „ „ „ **aa**, „ самки.

Мы имѣемъ, слѣдовательно, въ результатѣ гетерозиготныхъ самцовъ **Aa** и гомозиготныхъ самокъ **aa**, и такъ безъ конца. Фактъ, что при половомъ размноженіи двудомныхъ видовъ всегда получается приблизительно одинаковое количество самцовъ и самокъ, подтверждается какъ нельзя лучше этой теоріей.

Вернемся однако къ нашимъ исходнымъ опытамъ. По теоріи самки двудомнаго растенія передаютъ черезъ свои половыя клѣтки женскій признакъ; это значитъ, что всѣ ихъ половыя клѣтки должны обозначаться буквой **a**, — самцы же: 50% — мужской признакъ и 50% женскій.

При скрещиваніи гермафродитнаго и двудомнаго растеній появляется еще слѣдующій факторъ: раздѣльнополость, — но не та раздѣльнополость, для которой мы употребляемъ **Z** или **z**. Гермафродитная группа расъ это — **zz**, раздѣльнополая — **ZZ**. Факторъ-же **A**, т. е., „способность къ образованію мужскихъ половыхъ органовъ вмѣсто женскихъ“, отсутствуетъ у гермафродитной группы расъ. Пополненная этимъ формула каждаго вида будетъ такая:

гермафродитный видъ, самцы и самки **zzaa**
раздѣльнополый „ самцы **ZZAa**
„ „ самки **ZZaa.**

Результатъ взаимнаго скрещиванія этихъ двухъ видовъ при такомъ обозначеніи выразится:

1). Самка раздѣльнополаго вида **ZZaa** × Пыльца изъ цвѣтка гермафродитнаго вида **zzaa**

дастъ индивиды формулы

Zzaa,

т. е., растенія, обладающія факторомъ **Z** для раздѣльнополости, но не имѣющія мужского фактора **A**, другими словами — исключительно самки.

Въ полномъ согласіи съ этимъ находится результатъ скрещиванія *B. dioica* — самки съ *B. alba*: скрещиваніе дало только женскіе гибриды.

2). Женскій цвѣтокъ гермафродитнаго вида **zzaa** × Самцы раздѣльнополаго вида **ZZAa**

даютъ 2 категоріи индивидовъ, т. е.,

50% формулы **ZzAa.** т. е., самцы
50% „ **Zzaa.** „ самки.

Во всѣхъ этихъ опытахъ результаты вполнѣ согласуются съ теоріей: гермафродитная *B. alba*, оплодотворенная самцомъ *B. dioica*, дала во всѣхъ опытахъ 50% отцовскихъ и 50% материнскихъ гибридовъ. Слѣдовательно, теорія находится въ полномъ согласіи съ тѣмъ, что наблюдается при нормальномъ оплодотвореніи въ предѣлахъ раздѣльнополаго вида, а также и съ тѣмъ, что найдено въ результатѣ

скрещиванія раздѣльнополаго вида съ гермафродитнымъ видомъ.

Является вопросъ, что должно быть, согласно теоріи, въ F_2 этихъ гибридовъ раздѣльнополаго и гермафродитнаго вида, и насколько здѣсь дѣйствительные результаты совпадаютъ съ теоретическими ожиданіями?

Отвѣтить на этотъ вопросъ пока не представляется возможнымъ, такъ какъ изслѣдованные до сихъ поръ подобнаго рода гибриды оказались всѣ безплодными. Объ этомъ приходится только пожалѣть, такъ какъ по теоріи здѣсь можно предсказать вполнѣ опредѣленные результаты и подтвержденіе ихъ фактами говорило бы вѣско въ пользу теоріи.

Конечно, встрѣчаются виды, изъ которыхъ одинъ раздѣльнополый, другой гермафродитный и гибриды ихъ даютъ потомство. Изслѣдованіе такихъ видовъ должно несомнѣнно способствовать прогрессу нашихъ знаній о наслѣдуемости половъ.

Здѣсь умѣстно будетъ упомянуть объ опытахъ Шулла (Shull, 326) съ *Melandrium album* и *Melandrium rubrum*, видами, часто объединяемыми подъ именемъ *Lychnis dioica L.* Оба эти вида строго двудомны. Въ общемъ изъ 1000 сѣмянъ *Lychnis dioica* получается около 432 самцовъ и около 568 самокъ. Въ опытахъ Шулла отдѣльные экземпляры въ видѣ мутантовъ появлялись гермафродитными. Эти экземпляры были подвергнуты изслѣдованіямъ въ отношеніи наслѣдственности и были скрещены взаимно съ раздѣльнополымъ растеніемъ. Наблюденія ограничились пока F_1, хотя здѣсь возможно анализировать и F_2, такъ какъ гибриды вполнѣ плодущи.

Данныя, полученныя изъ этихъ наблюденій, пока не поддаются какой-либо опредѣленной научной классификаціи, толкованіе ихъ можетъ быть различно.

Важнѣйшіе факты, добытые Шуллемъ (Shull, 326) слѣдующіе:

1. Одинъ обоеполый экземпляръ далъ при самоопыленіи 33 самки и 25 гермафродитныхъ растеній.
2. Чисто женскіе экземпляры, оплодотворенные пыльцей гермафродитнаго растенія, дали 236 самокъ, 161 гермафродитное растеніе и 2 самца.
3. Цвѣты гермафродитныхъ экземпляровъ, оплодотворенные пыльцей чисто мужскихъ растеній, дали 21 самку, 11 самцовъ и 2 гермафродита.

Также вело себя и еще одно, найденное указаннымъ ученымъ гермафродитное растеніе.

Совершенно иные результаты наблюдаемы были у двухъ другихъ гермафродитныхъ экземпляровъ. Женскіе органы у этихъ экземпляровъ оказались неправильно функціонирующими и полученіе потомства отъ нихъ достигалось лишь тогда, когда пыльца, взятая отъ нихъ, переносилась на рыльца чисто женскихъ экземпляровъ. F_1 при этомъ состояло изъ 65 самокъ и 73 самцовъ.

Такъ какъ F_2 не было получено, а между тѣмъ именно анализъ этой генераціи, быть можетъ, далъ бы ключъ къ пониманію явленія, то весь вопросъ остается совершенно не яснымъ.

Цѣлый рядъ наблюденій надъ явленіемъ, принимаемымъ за явленіе „отталкиванія“ между факторомъ, опредѣляющимъ полъ особи и другимъ менделирующимъ факторомъ, приводятъ насъ также къ теоріи, согласно которой полъ наслѣдуется по законамъ расщепленія. Наблюденія подобнаго рода произведены

a b ♀

Рис. 30. (444). *Abraxas grossulariata* (a) и ея разновидность *lacticolor* (b). Заштрихованные мѣста переднихъ крыльевъ окрашены въ желтоватый цвѣтъ.

Донкастеромъ (Donkaster, 115,116), Дурхемомъ (Durham, 124) Бетсономъ (Bateson) и Пеннетомъ (Punnett, 13), Гагедорномъ (Hagedoorn, 166), Пирлемъ (Pearl, 172) и друг. Наиболѣе интересны для насъ изслѣдованія Донкастера (Donkaster), на которыхъ мы прежде всего и остановимся.

Экспериментируемымъ животнымъ являлась бабочка, *Abraxas grossulariata* **(рис. 30).** личинки которой пожираютъ листья крыжовника и красной смородины. Это извѣстный, широко распространенный видъ. У этого вида имѣется болѣе свѣтло окрашенная разновидность, *Abraxas grossulariata* var. *lacticolor*. Давно уже извѣстно, что эта разновидность всегда представлялась только самками. Изслѣдованія Донкастера (Donkaster) дали слѣдующее:

Опытъ 1. Самки — *lacticolor*, оплодотворенныя самцомъ типичнаго вида — *grossulariata*, дали только особи — *grossulariata* и именно: 45 самцовъ и 50 самокъ.

F_2 — послѣ скрещиванія гибридовъ между собою — состояло изъ:

14 самцовъ — *grossulariata*.
4 самокъ — *grossulariata*.
7 самокъ — *lacticolor*.

Самцы — *lacticolor* въ этомъ скрещиваніи при расщепленіи, слѣдовательно, не появлялись.

Изъ этого слѣдуетъ, что разновидность *lacticolor* менделируетъ при доминированіи *grossulariata*, проявленіе же ея въ F_2 какимъ то образомъ усложняется въ связи съ поломъ. Въ чемъ здѣсь дѣло — показываютъ слѣдующіе опыты.

Опытъ 2. Самки — *lacticolor* оплодотворены были гибриднымъ самцомъ изъ F_1 перваго опыта и это возвратное скрещиваніе дало:

63 самца — *grossulariata*.
62 самки — *grossulariata*.
65 самцовъ — *lacticolor*.
70 самокъ — *lacticolor*.

Здѣсь, какъ видно, получились и самцы разновидности *lacticolor*.

Опытъ 3. Гибридныя самки изъ F_1 перваго опыта были оплодотворены самцами — *lacticolor*, полученными при второмъ опытѣ; въ результатѣ:

145 самцовъ — *grossulariata*.
130 самокъ — *lacticolor*.

Всѣ *grossulariata* здѣсь самцы, всѣ *lacticolor* — самки!

Опытъ 4. Самки — *lacticolor* оплодотворены самцомъ *lacticolor* (изъ опыта 2-го); въ результатѣ:

самцы — *lacticolor*.
самки — *lacticolor*.

Опытъ 5. Обыкновенныя самки — *grossulariata* оплодотворены самцами — *lacticolor*: во всѣхъ случаяхъ получились самцы — *grossulariata* — въ общемъ 19 — и самки *lacticolor* — въ общемъ 52. Результатъ этого опыта совпадаетъ съ результатомъ опыта 3-го.

На первый взглядъ данныя этихъ опытовъ, какъ выражается самъ Донкастеръ (Donkaster), кажутся намъ безнадежными, „hopelessly confusing". Однако выдвинутая имъ теорія, значительно

упрощенная послѣ Бетсономъ (Bateson) и Пеннетомъ (Punnett, 13), даетъвозможность пониманія этихъ своеобразныхъ отношеній. Теорія эта вкратцѣ сводится къ слѣдующему: *Abraxas* въ наслѣдованіи пола подчиняется закопамъ расщепленія; факторъ, обусловливающій развитіе особи женскаго пола, самки, доминируетъ по отношенію къ фактору, передающему мужское начало; всѣ самки — гетерозиготны, а всѣ самцы — гомозиготны, т. е., у послѣднихъ совершенно отсутствуетъ факторъ образованія самки, а слѣдовательно, и возможность передачи этой способности по наслѣдству.

Какъ-разъ обратное тому, что наблюдается у *Bryonia*, гдѣ нужно допустить гомозиготность самокъ и гетерозиготность самцовъ и также доминированіе „мужского“ фактора надъ „женскимъ“.

Такимъ образомъ, оба пола вида *Abraxas* отличаются однимъ факторомъ, который мы назовемъ **B** и опредѣлимъ его, какъ „способность къ образованію женскихъ генеративныхъ органовъ вмѣсто мужскихъ“, тогда **b** будетъ обозначать „отсутствіе этого фактора, т. е., способность образованія мужскихъ генеративныхъ органовъ“.

Различіе въ окраскѣ между *grossulariata* и *lacticolor* зависитъ отъ наличности или отсутствія фактора **G**. Всѣ особи, содержащія **G**, имѣютъ окраску *grossulariata*, вовсе его не имѣющія — окраску *lacticolor*.

Между факторами **B** и **G** надо допустить взаимное отталкиваніе, подобно тому, какъ это изложено уже въ VIII лекціи, т. е., если особь гетерозиготна въ обоихъ факторахъ, слѣдовательно, имѣетъ формулу **BbGg**, то гаметы образуются только двоякаго рода: **Bg** и **bG**, а не четырехъ типовъ: **BG**, **Bg**, **bG** и **bg**, какъ слѣдовало бы ожидать.

Разсмотримъ теперь въ полѣ зрѣнія этой теоріи выше-изложенные результаты наблюденій надъ *Abraxas*.

1. Опытъ.

Самки — *lacticolor*		Самцы — *grossulariata*
Bbgg	×	**bbGG**
Bg, bg	← гаметы →	**bG.**

Это означаетъ, что въ результатѣ можно ожидать лишь двѣ одинаково прочныя категоріи комбинацій:

Bg × bG = BbGg, т. е., самки — *grossulariata*.
bg × bG = bbGg, т. е., самцы — *grossulariata*.

Съ этимъ согласуются результаты опытовъ. Вѣдь опытъ 1 далъ 45 *grossulariata* — самцовъ и 50 *grossulariata* — самокъ.

Расщепленія, наблюдаемыя въ F_2 этого опыта (1) согласуются также съ теоріей.

Grossulariata самки (изъ F_1 этого скрещиванія) съ формулой **BbGg** — **Bg, bG** ← гаметы ← *Grossulariata* самцы (изъ F_1 этого скрещиванія) съ формулой **bbGg** — **bG, bg.**

Ясно, что предвидятся 4 одинаково часто встрѣчающіяся комбинаціи:

Bg × **bG** = **BbGg**, т. е., *grossulariata* — самки,
Bg × **bg** = **Bbgg**, „ *lacticolor* — самки,
bG × **bG** = **bbGG**, „ *grossulariata* — самцы,
bG × **bg** = **bbGg**, „ *grossulariata* — самцы.

Слѣдовательно, по этой теоріи можно ожидать, что F_2 состоитъ изъ **2** *grossulariata* — самцовъ : **1** *grossulariata* — самки : **1** *lacticolor* — самки.

Найдены были въ опытѣ (1) **14** *grossulariata* — самцовъ : **4** *grossulariata* — самки : **7** *lacticolor* — самокъ.

Опытъ 2.

Lacticolor — самки **Bbgg** — **Bg, bg** ← гаметы → *Grossulariata*—самцы изъ F_1 опыта 1 **bbGg** — **bG, bg.**

На основаніи этого можно ожидать 4 одинаково часто повторяющіяся комбинаціи:

Bg × **bG** = **BbGg**, т. е., *grossulariata* — самки,
Bg × **bg** = **Bbgg**, „ *lacticolor* — самки,
bg × **bG** = **bbGg**, „ *grossulariata* самцы,
bg × **bg** = **bbgg**, „ *lacticolor* — самцы.

Въ опытѣ 2 найдено было:

62 самки — *grossulariata*,
70 самокъ — *lacticolor*,
63 самца — *grossulariata*,
65 самцовъ — *lacticolor*.

Опять, слѣдовательно, полное соотвѣтствіе тому, что ожидалось по теоріи.

Опытъ 3.

Grossulariata — самка изъ F_1 опыта 1-го **BbGg** — **Bg, bG** ← гаметы → *Lacticolor* — самецъ изъ F_1 опыта 2-го **bbgg** — **bg**

Слѣдовательно, возможны лишь двѣ комбинаціи образованія зиготъ:

Bg × **bg** = **Bbgg**, т. е., *lacticolor* — самки,
bG × **bg** = **bbGg**, т. е., *grossulariata* — самцы.

Найдено въ опытѣ:

130 самокъ — *lacticolor*,
145 самцовъ — *grossulariata*.

Опытъ 4.

Lacticolor — самка: **Bbgg**
Bg, bg

× ← гаметы →

Lacticolor — самецъ изъ 2-го опыта: **bbgg**
bg.

Ожидаются, слѣдовательно, 2 комбинаціи:

Bg × **bg** = **Bbgg**, т. е., *lacticolor* — самки,
bg × **bg** = **bbgg**, т. е., *lacticolor* — самцы.

Найдены были только *lacticolor* — самцы и самки; *grossulariata* же вовсе отсутствовали.

Опытъ 5.

Grossulariata — самки (обыкновенно дикія изъ разныхъ частей Англіи): **BbGg**
Bg, bG

× ← гаметы ←

Lacticolor — самцы: **bbgg**
bg.

Предвидятся двѣ комбинаціи:

Bg × **bg** = **Bbgg**, т. е., *lacticolor* — самки,
bG × **bg** = **bbGg**, т. е., *grossulariata* — самцы.

Найдены были:

52 *lacticolor* — самки,
19 *grossulariata* — самцовъ.

Въ данномъ случаѣ согласованіе между результатами опытовъ и теоріей не столь полное, какъ во всѣхъ остальныхъ опытахъ, такъ какъ теоретически обѣ категоріи должны были бы выразиться въ одинаковыхъ числахъ.

Въ общемъ же, результаты опытовъ во всей ихъ совокупности совпадаютъ какъ нельзя лучше съ теоретическими выводами. Дальнѣйшая задача опытовъ будетъ заключаться въ попыткахъ показать, насколько и другіе выводы, вытекающіе изъ теоріи, будутъ соотвѣтствовать дѣйствительности. Возможность испытать теорію глубже представляется нерѣдко; напр., если

въ опытѣ 1 въ F_2 появятся, согласно теоріи, двоякаго рода самцы *grossulariata* — **bbGG** и **bbGg**, то на основаніи экспериментальныхъ работъ можно выяснить, на самомъ ли дѣлѣ такъ раз-

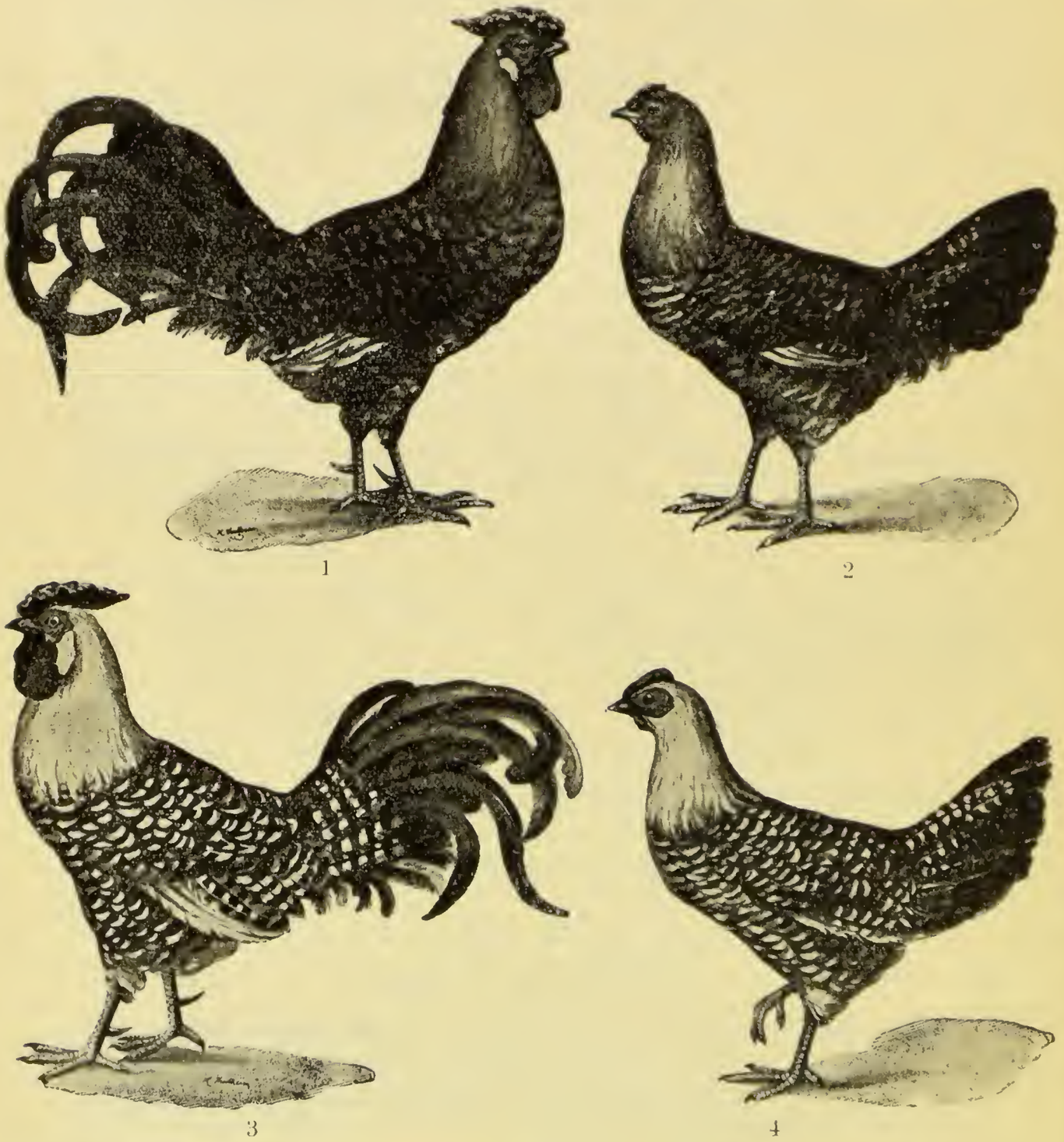


Рис. 31. (445—448). Ассендельфскія куры: 1, 2 — золотистыя (Gold), 3, 4 — серебристыя (Silber). Рисунокъ окраски перьевъ у тѣхъ и другихъ одинаковъ, но фонъ у 1, 2 золотисто-желтый, а у 3, 4 — бѣлый.

личны соотношенія самцовъ, — *grossulariata* въ названной генераціи въ отношеніи наслѣдственности, какъ это можно ожидать по теоріи.

Правильность этой теоріи отличается большой вѣроятностью, которая подкрѣпляется еще тѣмъ, что опыты съ другими животными, напр., съ канарейками (124) и курами, дали вполнѣ соотвѣтствующіе результаты, теоретически истолковываемые въ точно такомъ же смыслѣ.

Въ данный моментъ подлежатъ обсужденію только нѣкоторыя изъ этихъ наблюденій Гагедорна (Hagedorn[15]) надъ курами.

Встрѣчающаяся въ Голландіи порода куръ „Ассенделферъ“ (по городу Ассенделфтъ) распадается по окраскѣ на два типа: „золотистый“ („golden“) и серебристый („silbern“), изображенные на **рис. 31** (см. стр. 172). Серебристость доминируетъ надъ золотистостью; но и здѣсь происходитъ, очевидно, взаимное отталкиваніе между полоопредѣляющимъ факторомъ и факторомъ, вызывающимъ серебристую окраску, на подобіе того, какъ это наблюдается между соотвѣтствующими факторами **B** и **C** у *Abraxas*. Далѣе, въ полоопредѣляющемъ факторѣ здѣсь, очевидно, также самцы гомозиготны, а самки гетерозиготны. Назовемъ факторъ, опредѣляющій золотистую окраску пола, **B** (обусловливаетъ образованіе женскихъ половыхъ органовъ, **bb** — животныя-самцы), а факторъ, вызывающій серебристую окраску, буквой **S**. Это облегчитъ намъ пониманіе столь противорѣчивыхъ наблюденій надъ наслѣдованіемъ пола и цвѣта у куръ.

Наблюденія слѣдующія:

1. 15 золотистыхъ куръ, оплодотворенныхъ серебристымъ пѣтухомъ, дали:

162 серебристыхъ пѣтуха
163 „ курицы
165 золотистыхъ пѣтуховъ
160 „ куръ.

Выражаясь языкомъ нашихъ формулъ, мы имѣли бы:

золотистыя куры		серебристый пѣтухъ
ssBb	×	**Ssbb**
sB, sb	← гаметы →	**Sb, sb**

ожидаются слѣдующія 4 комбинаціи:

sB × Sb = SsBb, т. е., серебристыя куры
sB × sb = ssBb, „ золотистыя „
sb × Sb = Ssbb, „ серебристые пѣтухи
sb × sb = ssbb, „ золотистые „

Это было найдено и въ опытѣ.

15) По неопубликованнымъ опытамъ.

2. 14 серебристыхъ куръ, оплодотворенныхъ золотистымъ пѣтухомъ, дали:

249 серебристыхъ пѣтуховъ
243 золотистыхъ курицы.

По теоріи слѣдуетъ:

серебристыя куры — золотистый пѣтухъ
SsBb × **ssbb**
Sb, sB ← гаметы → **sb**

и ихъ комбинаціи:

Sb × **sb** = **Ssbb**, т. е., серебристые пѣтухи,
sB × **sb** = **ssBb**, „ золотистыя куры.

какъ-разъ то, что было найдено въ опытѣ.

3. 9 золотистыхъ куръ, оплодотворенныхъ золотистымъ пѣтухомъ, дали:

53 золотистыхъ пѣтуха
51 золотистую курицу.

По теоріи слѣдуетъ:

золотистыя куры — золотистый пѣтухъ
ssBb × **ssbb**
sB, sb ← гаметы → **sb.**

Комбинаціи:

sB × **sb** = **ssBb**, т. е., золотистыя куры,
sb × **sb** = **ssbb**, „ „ пѣтухи.

4. Серебристыя куры, оплодотворенныя серебристымъ пѣтухомъ дали:

11 серебристыхъ пѣтуховъ
4 „ курицы
0 золотистыхъ пѣтуховъ
5 „ куръ.

Опытъ въ видѣ формулы гласитъ:

серебристыя куры — серебристый пѣтухъ
SsBb × **Ssbb**
Sb, sB ← гаметы → **Sb,sb.**

Комбинаціи:

Sb × **Sb** = **SSbb**, т. е. серебристые пѣтухи,
Sb × **sb** = **Ssbb**, „ „ „
sB × **Sb** = **SsBb**, „ серебристыя куры,
sB × **sb** = **ssBb**, „ золотистыя „

Это значитъ: 2 серебристыхъ пѣтуха : 1 серебристая курица : 1 золотистая курица. Это почти тождественно тому, что было найдено въ опытѣ.

Хотя опыты съ курами не производились въ столь широкомъ масштабѣ, какъ съ *Abraxas*, но все-таки не подлежитъ сомнѣнію, что въ обоихъ случаяхъ мы имѣемъ дѣло съ аналогичными явленіями.

Признаніе такихъ закономѣрностей у ассендельфскихъ куръ имѣетъ извѣстное практическое значеніе въ виду того, что у молодыхъ цыплятъ нельзя бываетъ различить ихъ пола, а это часто представляется желательнымъ. Если же выращивать цыплятъ по схемѣ опыта 2, что легко выполнимо, то можно уже по цвѣту цыплятъ опредѣлить ихъ полъ. Серебристые тогда всегда самцы, золотистые — самки.

О столь же интересномъ случаѣ отталкиванія между красящимъ и гипотетичнымъ половымъ факторомъ сообщили намъ недавно Р. Пирлъ (R. Pearl) и Ф. Сюрфасъ (F. Surface, 272).

Вотъ все, что я хотѣлъ здѣсь сказать объ этихъ замѣчательныхъ явленіяхъ отталкиванія между факторами, опредѣляющими окраску и полъ.

Особенно интереснымъ здѣсь является то обстоятельство, что, согласно всѣмъ здѣсь только что описаннымъ опытамъ, наслѣдованіе пола происходитъ по законамъ расщепленія, причемъ одинъ полъ гомозиготенъ, другой гетерозиготенъ, т. е., также, какъ это, согласно теоріи Корренса, должно наблюдаться у растеній.

Мало существеннымъ различіемъ между теоріями Корренса (Correns) съ одной стороны и Донкастера—Бетсона—Пеннета (Donkaster—Bateson—Punnett) съ другой является то, что у растеній, по всей вѣроятности всѣ самки гомозиготны, самцы гетерозиготны, а у бабочекъ и птицъ наоборотъ: самки гетерозиготны, самцы гомозиготны. Однако можно съ увѣренностью сказать, что въ теченіе филогеніи раздѣльнополость возникала очень часто, такъ что подобное различіе, я полагаю, не является неожиданностью.

Тотъ взглядъ, что полъ наслѣдуется, какъ самостоятельный, независимо отъ другихъ менделирующій признакъ, даетъ ключъ къ пониманію часто цитируемаго наблюденія, что скрещиваніе самки одного вида (напр. самки фазана) съ самцомъ другого (домашній пѣтухъ) даетъ мужскіе гибриды, у которыхъ съ большой ясностью наблюдаются признаки самцовъ того вида, къ которому принадлежала мать и, наоборотъ, самки — съ особенностями, наблюдавшимися у самокъ съ отцовской стороны. Это легко по-

нять, если мы прибѣгнемъ къ помощи схематической формулы. Дальнѣйшихъ подробностей я здѣсь описывать не буду.

Дальнѣйшія разсужденія на тему о наслѣдованіи пола пока еще несвоевременны. Въ виду поразительныхъ успѣховъ экспериментальныхъ работъ на этомъ поприщѣ, мы можемъ спокойно выжидать окончательнаго и убѣдительнаго матеріала, который надѣюсь, не заставитъ себя долго ждать.

Только одинъ вопросъ, содержащій много неясностей, подлежитъ здѣсь краткому обсужденію. Это вопросъ объ опредѣленіи пола, стоящій въ полной независимости отъ полонаслѣдованія. Во избѣжаніе недоразумѣній, намъ слѣдуетъ вернуться къ тому, что было уже сказано въ I—III лекціяхъ. Мы тамъ установили, что внѣшніе признаки, какъ окраска цвѣтовъ и форма листьевъ, не передаются по наслѣдству, какъ таковые, но наслѣдуется лишь способность реагировать на внѣшнія вліянія. Внѣшніе, уже законченные признаки, которые мы наблюдаемъ у растеній и животныхъ, не что иное, какъ результатъ этой реакціи. Значитъ, внѣшніе признаки зависятъ не только отъ унаслѣдованной способности реагированія, но весьма существенно также и отъ внѣшнихъ условій, которыя вліяютъ на данный индивидъ и модифицируютъ его. Эта видоизмѣняемость всѣхъ внѣшнихъ признаковъ очень велика, гораздо больше, чѣмъ это обыкновенно думаютъ.

Въ первой лекціи мы слыхали, что растеніе, принадлежащее къ расѣ нормально краснаго первоцвѣта, *P. sinensis rubra*, культивируемое при высокой температурѣ, даетъ совершенно такіе-же бѣлые цвѣты, какъ бѣлая раса, *P. sinensis alba*. Значитъ, индивидъ красной расы, который „по существу“ является краснымъ, можно видоизмѣнить такъ, чтобы онъ своимъ внѣшнимъ видомъ совсѣмъ не отличался-бы отъ индивида бѣлой расы. Поэтому, возможно, что подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій можно видоизмѣнить индивидъ *Bryonia dioica*, „по существу“ женскій — въ самца. Это привходящее условіе, опредѣляющее полъ, представляло бы собою уже модификировку; однако нельзя съ увѣренностью утверждать, что такое, какъ говорятъ, „эпигамическое“ явленіе опредѣленія пола на самомъ дѣлѣ встрѣчается. О случаяхъ эпигамическаго вліянія на опредѣленіе пола черезъ внѣшнія вліянія (опредѣленное питаніе эмбріоновъ и т. д.) писали очень много, но съ достовѣрностью подобное видоизмѣненіе ни въ одномъ случаѣ еще не доказано. Опыты надъ наслѣдственностью съ эпигамно измѣненными относительно пола расте-

ніями и животными представили бы, конечно, на основаніи приведенныхъ въ этой лекціи теоретическихъ представленій, много интереса. Въ „дѣйствительности“ женское, но эпигамно измѣненное въ мужское, растеніе *Bryonia dioica*, при оплодотвореніи его пыльцею обыкновеннаго женскаго растенія, должно было-бы, согласно теоріи, имѣть только женское потомство.

Въ связи съ разсмотрѣніемъ вопроса о наслѣдованіи пола удобнѣе всего изслѣдовать нѣкоторые случаи, въ которыхъ способъ проявленія наслѣдственнаго фактора находится въ зависимости отъ вліянія пола.

Извѣстны расы овецъ, у которыхъ оба пола безрогіе и другія, у которыхъ оба пола рогатые. Скрещиваніе между этими двумя расами, произведенное Вудомъ (Wood, 425), дало своеобразные результаты. Онъ произвелъ скрещиваніе между рогатой овцой расы „*Dorset*“, у которой оба пола имѣютъ рога, съ безрогимъ бараномъ изъ расы „*Suffolk*“, у которой оба пола безрогіе. Потомъ онъ произвелъ скрещиваніе между *Suffolk* овца × *Dorset* баранъ. F_1 обоихъ скрещиваній состояло изъ рогатыхъ самцовъ и безрогихъ самокъ. Значитъ, здѣсь мы имѣемъ своеобразное явленіе, при которомъ въ F_1 въ мужскомъ поколѣніи доминируютъ рога, въ женскомъ же они рецессивны. F_2 — генерація, которая достигается спариваніемъ этихъ F_1 — животныхъ, состояла тогда изъ 3-хъ частей снабженныхъ рогами: одной части безрогихъ самцовъ и одной части рогатой : трехъ частей безрогихъ самокъ, какъ и можно было ожидать на основаніи законовъ расщепленія. Кромѣ этого извѣстны еще другіе аналогичные случаи неравныхъ доминантовъ. Очень поучителенъ случай, описанный Донкастеромъ (Donkaster, 113), о наслѣдованіи цвѣта волосъ у кошекъ. При скрещиваніи гомозиготно черной кошки съ гомозиготно желтой, всѣ F_1 — самцы желтые, самки же F_1 — имѣютъ пеструю черно-желтую окраску, напоминающую таковую морской свинки. Итакъ, въ мужскомъ поколѣніи желтое доминируетъ надъ чернымъ, въ женскомъ же поколѣніи гетерозиготныя особи обнаруживаютъ указанную своеобразную новую окраску. Въ F_2 мы получаемъ совсѣмъ правильное расщепленіе, причемъ здѣсь также всѣ женскія гетерозиготныя особи пестрыя, мужскія — одноцвѣтно желтыя.

Это явленіе неравныхъ доминантовъ имѣетъ извѣстное практическое значеніе, такъ какъ очень можетъ быть, что именно такимъ способомъ и переходятъ по наслѣдству у людей многія ненормальности, какъ напр., дальтонизмъ (невосприимчивость зрѣнія къ нѣкоторымъ цвѣтамъ), болѣзнь крови (гемофилія), опре-

дѣленные виды „куриной слѣпоты“ (гемераллопія) и т. д. Дальтонизмъ, напримѣръ, насколько извѣстно, доминируетъ въ мужскомъ поколѣніи и рецессивенъ въ женскомъ. Этимъ объясняется то явленіе, что дальтонизмъ гораздо чаще встрѣчается у мужчинъ, (въ 4 до 5 разъ чаще, чѣмъ у женщинъ) и что женщины, имѣющія нормальное зрѣніе, но происходящія отъ больного въ этомъ отношеніи отца, передаютъ этотъ недостатокъ нѣкоторымъ изъ своихъ сыновей; далѣе, что съ нормальнымъ зрѣніемъ мужчины, происходящіе изъ семьи, въ которой встрѣчался этотъ недостатокъ, никогда не передаютъ его по наслѣдству. Если изслѣдовать цѣлый рядъ поколѣній, въ которыхъ встрѣчается эта наслѣдуемая болѣзнь зрѣнія, то мы найдемъ поразительное согласованіе съ теоріей, но въ деталяхъ, конечно, есть еще много неясностей (литература Nettleship, 261).

Интересное сообщеніе о случаѣ, имѣющемъ много общаго съ вышеописаннымъ, сдѣлалъ также де-Мейеръ (De Meijere, 240). Онъ указалъ на то, что наслѣдственный факторъ у бабочекъ выражается различно, смотря потому, имѣемъ ли мы дѣло съ самцомъ или съ самкой.

Лепидоптерологамъ уже давно было извѣстно, что нѣкоторые виды бабочекъ имѣютъ только одинъ родъ самцовъ и нѣсколько очень различныхъ родовъ самокъ. Но встрѣчается также и обратное явленіе: одинъ видъ можетъ состоять только изъ одного рода самокъ и немногихъ родовъ самцовъ. Особенной яркостью отличается такой „палиморфизмъ“ самокъ у *Papilio Memnon*. Самецъ и принадлежащія къ нему троякаго рода самки изображены на **рис. 32—35** (стр. 179 и 180), причемъ самками являются: форма *Laomedon* **(рис. 33)**, форма *Agenor* **(рис. 34)** и форма *Achates* **(рис. 35)**. Достаточно бросить взглядъ на эти рисунки, чтобы увидѣть, насколько значительна эта разница. Также велика разница и въ окраскѣ.

Какъ видно изъ данныхъ Мейера, полученныхъ имъ на основаніи культуръ Якобсона (Jacobson, 184), цвѣтъ и форма опредѣляются 2-мя совершенно независимо менделирующими факторами, которые мы будемъ называть **A** и **B**.

Если отсутствуютъ оба эти фактора, то самки имѣютъ форму и цвѣтъ *Laomedon*. При наличности только фактора **A**, т. е. когда формула гласитъ **AAbb**, самки имѣютъ форму и цвѣтъ **рис. 34**, изображающаго форму *Agenor*. Если же имѣются оба фактора

Рис. 32. (449). *Papilio Memnon.*♂

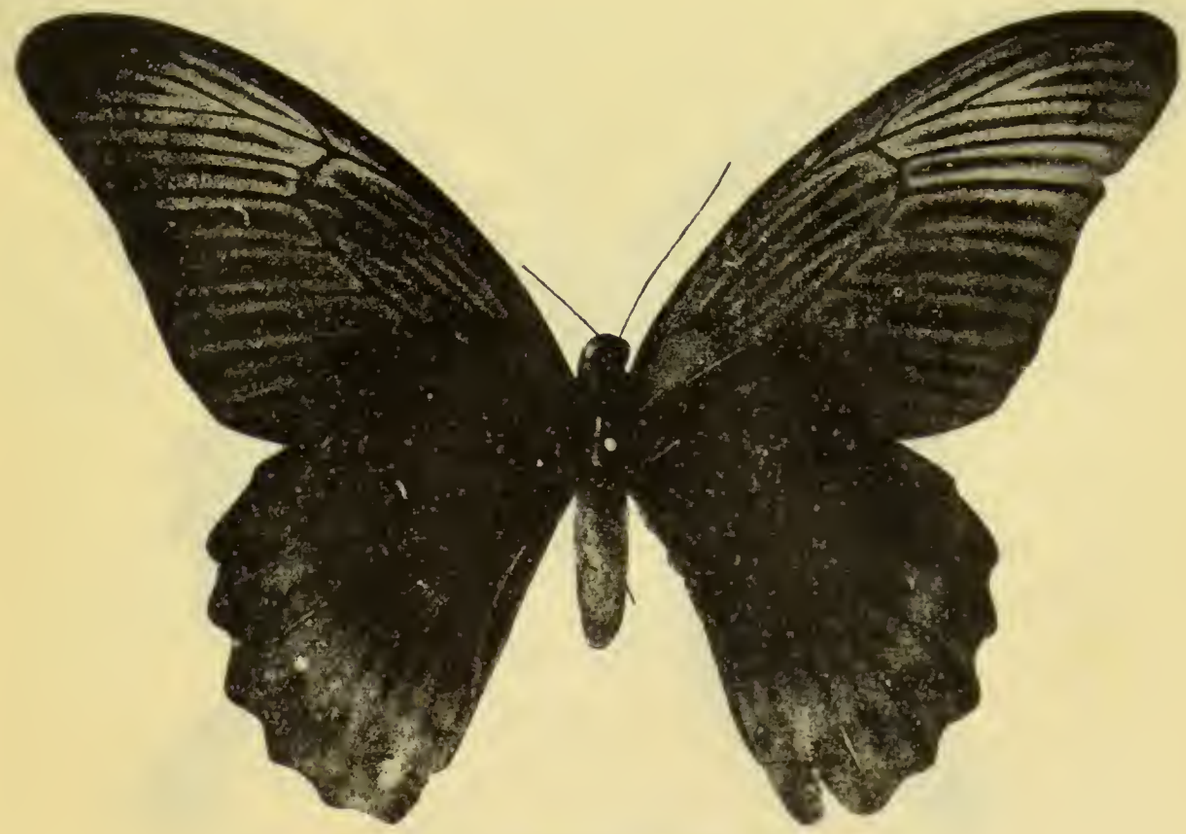


Рис. 33. (450). *Papilio Memnon* ♀ f. *Laomedon.*

Рис. 34. (451). *Papilio Memnon* ♀ f. *Agenor.*

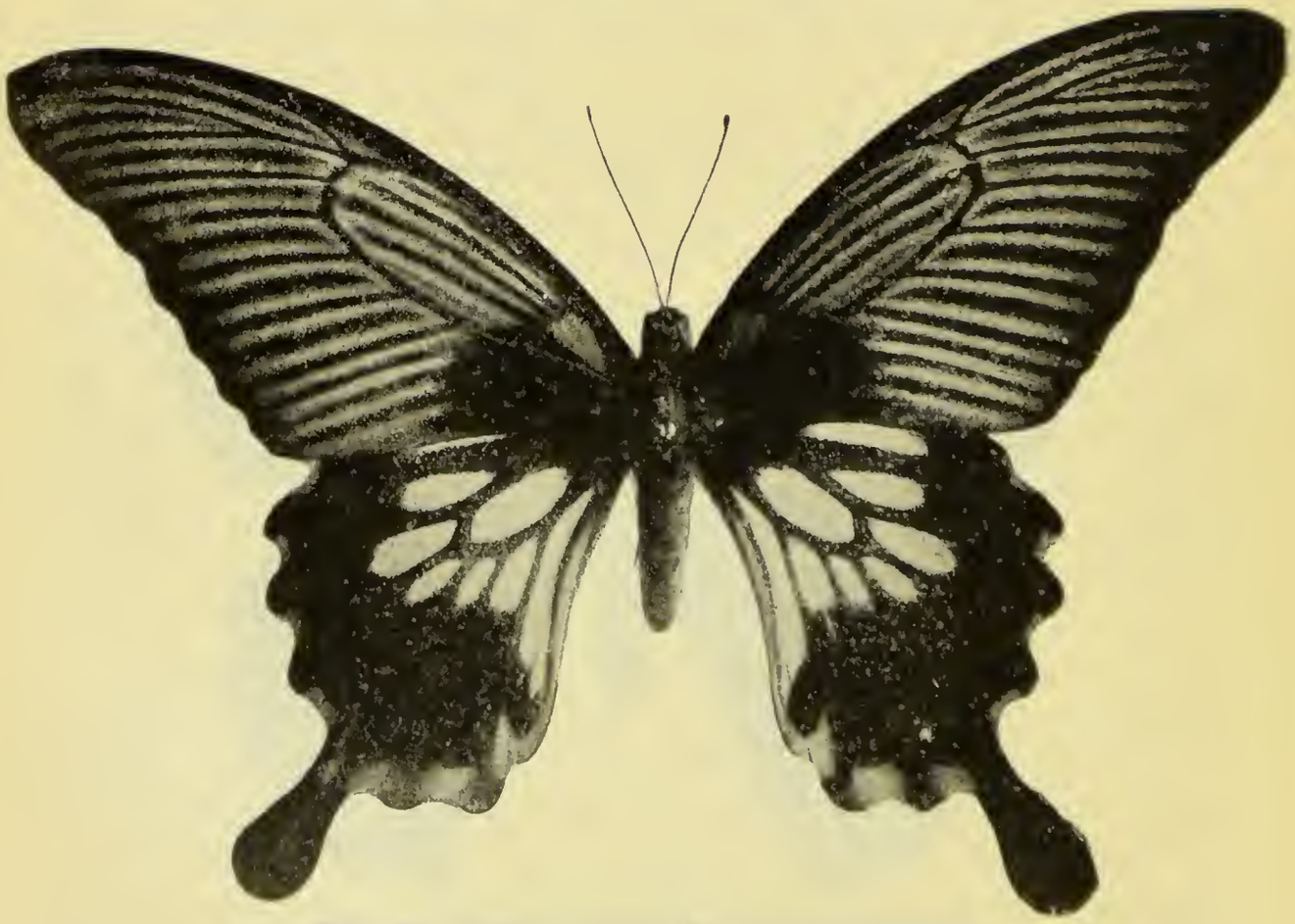


Рис. 35. (452). *Papilio Memnon* ♀ f. *Achates.*

Всѣ эти рисунки по Мейеру (De Meijer).

A и **B**, то самки обладаютъ формой и цвѣтомъ **рис. 35** — *Achates*.

У самцовъ же, наоборотъ, эти факторы совсѣмъ не обнаруживаются. Вслѣдствіе этого самецъ формулы **aabb** выглядитъ совершенно также, какъ самецъ формулы **AABB**. На основаніи опытовъ Якобсона надъ скрещиваніемъ, можно съ увѣренностью сказать, что, хотя и самцы не отличаются по внѣшнимъ признакамъ другъ отъ друга, но все-таки имѣются различные виды самцовъ, соотвѣтствующіе различнымъ видамъ самокъ. Его опыты будутъ вполнѣ ясны и понятны, если мы допустимъ это предположеніе. Изъ его многочисленныхъ опытовъ я приведу только нѣсколько.

Опытъ 1.

Achates — самка № 1 × самецъ № I — P_1

11 самцовъ, 10 *Agenor* — самокъ и 10 *Achates* самокъ — F_1.

Очевидно, здѣсь самецъ былъ **AAbb**, самка же **AABb**. Такое скрещиваніе должно дать въ одинаковомъ количествѣ самокъ — *Agenor* и самокъ — *Achates*, т, е. 2 самца : 1 *Achates* — самку : 1 *Agenor* — самку.

Опытъ 2.

Achates — самка № 5 (изъ F_1 опыта 1) × самецъ № V. (изъ F_1 опыта 1). — P_1

3 самца, 1 *Agenor* — самка, 4 *Achates* — самки — F_1.

Самецъ здѣсь былъ навѣрное **AABb**, также и самка. Самцы и самки этой формулы должны также произойти изъ F_1 опыта 1. Изъ спариванія двухъ животныхъ, по этой формулѣ должны получиться теоретически: *Achates* — самки и *Agenor* — самки въ отношеніи 3 : 1, т. е., 4 самца : 3 *Achates* — самки : 1 *Agenor* — самка.

Опытъ 3.

Agenor — самка № 2 × самецъ № II — P_1

32 самца, 17 *Agenor* — самокъ, 19 *Laomedon* — самокъ — F_1.

Самецъ № II былъ здѣсь **aabb**, самка 2 — **Aabb**; можно ожидать 2 самца : 1 *Agenor* самка : 1 *Laomedon* — самка.

Опытъ 4.

Laomedon — самка № 17 × самецъ № XVIII — P_1

20 самцовъ, 4 *Laomedon* — самки, 8 *Achates* — самокъ — F_1.

Самецъ былъ здѣсь, очевидно, **AaBB**, а самка **aaBB**. На основаніи этой формулы, можно ожидать : 2 самца : 1 *Achates* — самка :

1 *Laomedon* — самка. Въ виду столь незначительныхъ чиселъ можно сказать, что согласованіе между полученными и предположенными числами здѣсь довольно большое.

Подобныхъ опытовъ Якобсонъ произвелъ 17, причемъ всѣ найденные факты, какъ указываетъ де-Мейеръ (de Meijere), вполнѣ совпадаютъ съ теоріей. По всей вѣроятности, способъ наслѣдованія при всѣхъ другихъ случаяхъ полового полиморфизма у бабочекъ совершенно аналогиченъ. О нашей обыкновенной бабочкѣ *Colias edusa* извѣстно, напримѣръ, что только самцы однородны, самки же двоякаго рода. Одна категорія самокъ имѣетъ оранжевую окраску, аналогичную окраскѣ самцовъ, другая категорія отличается блѣдно-желтой окраской (var. *helice*). Очевидно, здѣсь, мы имѣемъ дѣло съ двумя расами: одной — доминирующей расой — *helice*, и другой — нормальной расой, которая проявляется, однако, лишь въ женскихъ особяхъ.

Лекція X.

Особые случаи наслѣдованія признаковъ. Наслѣдованіе только по матери. Наслѣдованіе съ вегетативнымъ расщепленіемъ въ F_1. Кажущіеся случаи непримѣнимости законовъ Менделя.

Обширный матеріалъ, служившій объектомъ разсужденій въ послѣднихъ лекціяхъ, представляетъ собою результатъ экспериментальнаго изученія явленій наслѣдственности въ самые недавніе годы. Пониманіе многихъ явленій, казавшихся прежде произвольными, сдѣлалось возможнымъ благодаря тому, что, забытые было законы расщепленія Менделя, снова начали примѣнять къ изученію наслѣдственности.

Спрашивается, бываютъ-ли, вообще, такіе случаи передачи наслѣдственныхъ признаковъ, когда бы законъ Менделя оказался неприложимымъ. Еще недавно такая постановка вопроса вызвала бы только улыбку, такъ какъ господствующимъ являлся какъ-разъ обратный взглядъ, по которому расщепленіе по Менделю считалось исключеніемъ, обычными-же признавались совершенно иные законы и правила. Съ фактами обращались тогда довольно свободно и всякое, самое малѣйшее, кажущееся уклоненіе отъ названнаго закона свободно заносилось въ активъ другихъ особыхъ законовъ наслѣдственности. Въ настоящее время мы переживаемъ моментъ иного характера: осторожность въ квалифицированіи фактовъ, уклоняющихся отъ законовъ Менделя, доведена до крайности; впрочемъ, едва-ли такую осторожность можно признать вредной, такъ какъ она является стимуломъ все новыхъ и новыхъ болѣе точныхъ изслѣдованій и опытовъ въ этой трудной и важной области.

Поэтому-то, въ настоящее время случаевъ сомнительныхъ, недостаточно еще выясненныхъ, очень много, пожалуй, больше, чѣмъ нужно; но такихъ фактовъ, гдѣ мы съ очевидностью можемъ сказать, что передъ нами имѣется нѣчто иное, какой-то особый видъ наслѣдованія, извѣстно очень немного.

Разсмотримъ прежде всего случаи скрещиванія въ предѣлахъ одного вида. Уже и въ настоящее время имѣется цѣлый

рядъ видовъ растеній, какъ то: *Antirrhinum majus*, *Mirabilis Jalapa*, *Lathyrus odoratus*, *Avena sativa*, *Hordeum vulgare* и т. д., которые настолько детально изслѣдованы, что по отношенію къ нимъ, пожалуй, можно поставить вопросъ, не играютъ ли неменделирующія отличія между индивидами, расами и варіаціями, короче говоря, въ предѣлахъ вида, большей роли, чѣмъ менделирующіе признаки? На этотъ вопросъ можетъ послѣдовать только отрицательный отвѣтъ. *Antirrhinum*, напримѣръ, имѣетъ только одинъ расовый признакъ отличія, если впрочемъ, можно его назвать такъ, который ясно не менделируетъ. Всѣ другія различія между многочисленными, довольно различными, изслѣдованными мною расами, менделируютъ. Извѣстныя мнѣ сотни расъ, отличающіяся окраской, формой и величиной цвѣтка, обусловлены лишь присутствіемъ или отсутствіемъ небольшого числа наслѣдственныхъ факторовъ.

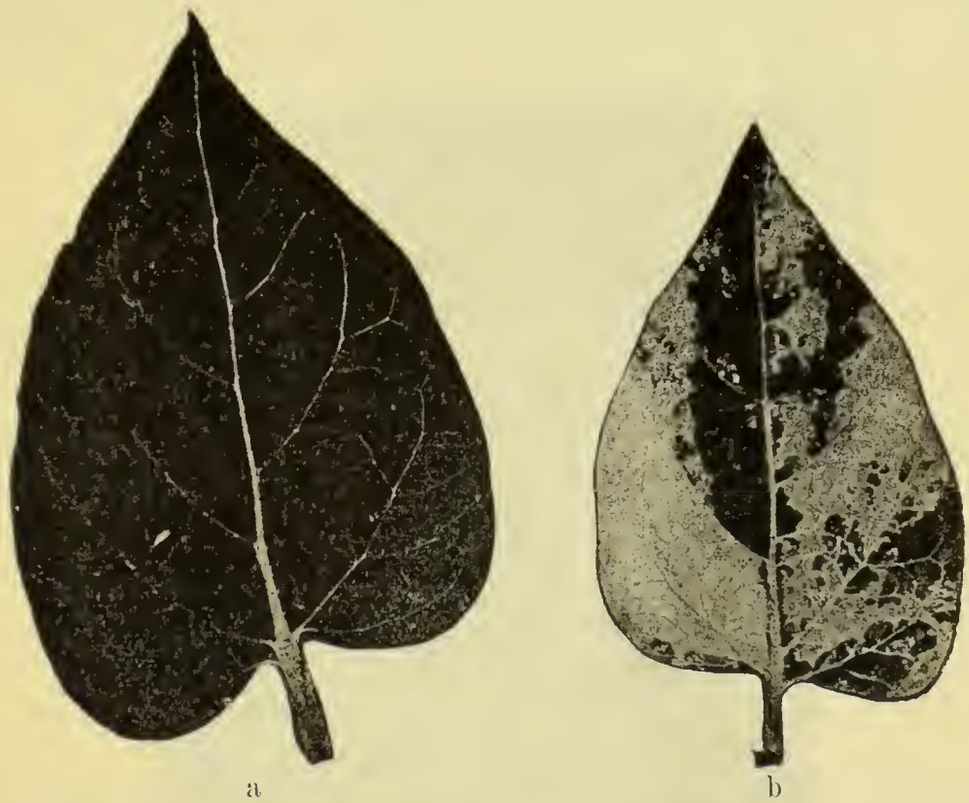
Для расовыхъ и варіаціонныхъ отличій въ предѣлахъ вида неменделирующіе признаки поэтому, вѣроятно, не играютъ никакой роли. То же самое, впрочемъ, слѣдуетъ сказать и относительно различій между *Antirrhinum majus* и нѣкоторыми другими, близкими къ нему дикими видами того же рода.

Несомнѣнно, однако, существуютъ случаи, когда наслѣдуемость подчиняется инымъ законамъ. Первый примѣръ, гдѣ одинъ изъ признаковъ ясно не менделируетъ, констатировалъ Корренсъ (Correns, 88, 89) у *Mirabilis*.

Mirabilis Jalapa имѣетъ расу *Mirabilis Jalapa albomaculata*, которая вмѣсто нормальныхъ зеленыхъ листьевъ имѣетъ листья, испещренные неправильными желтовато-бѣлыми и зелеными пятнами, причемъ отдѣльныя особи различной пестроты: листья бываютъ то зеленые съ бѣлыми пятнами, то, наоборотъ, бѣлые съ зелеными пятнами, то, наконецъ, такіе, которые занимаютъ промежуточное мѣсто между этими формами. Кромѣ того, отдѣльные листья этой расы могутъ быть совершенно зеленые или же желтовато-бѣлые. Типичнымъ для этой расы является далѣе то, что вегетативно она чрезвычайно неустойчива: возникающія ея вѣтки то совершенно зеленыя и сохраняютъ этотъ признакъ и дальше; то вмѣстѣ съ тѣмъ, однако, появляются и чисто желтовато-бѣлыя вѣтки. Анатомически причина этой пестролистности заключается въ томъ, что въ свѣтлыхъ мѣстахъ листа хроматофоры болѣе или менѣе обезцвѣчены. Граница между зелеными и бѣлыми пятнами такого растенія не рѣзко очерчена, а постепенна: пограничныя клѣтки могутъ имѣть блѣдно-зеленые хроматофоры; даже внутри одной клѣтки окраска хроматофо-

ровъ можетъ быть неодинаковой; какъ уже указано, зеленыя вѣтки остаются въ дальнѣйшемъ зелеными, а бѣлыя — бѣлыми.

Отмѣченная нами незакономѣрность этого растенія въ явленіяхъ вегетаціи наблюдается и въ отношеніи наслѣдственности: зеленыя вѣтки, вообще говоря, передаютъ этотъ признакъ константно; бѣлыя же производятъ только бѣлое, быстро гибнущее за недостаткомъ пищи потомство. Цвѣты на пестрыхъ вѣткахъ производятъ частью желтовато-бѣлое, частью зеленое, частью пестрое потомство проростковъ. Жизнеспособными являются, однако, только зеленые и пестрые проростки,



a b

Рис. 36. (453—454). Листья *Mirabilis Jalapa* (a) и *M. J. albomaculata* (b). по Корренсу.

но послѣдніе при условіи извѣстнаго минимальнаго количества хлорофила.

Зеленые проростки потомковъ пестролистыхъ вѣтокъ расы *albomaculata* остаются зелеными и передаютъ далѣе этотъ признакъ по наслѣдству.

Число зеленыхъ, пестрыхъ и болѣе или менѣе чисто бѣлыхъ потомковъ одного цвѣтка очень различно, смотря по степени пестроты той вѣтки, которой принадлежалъ цвѣтокъ.

Скрещиваніе обнаружило весьма своеобразное проявленіе этой пестролистости у гибридныхъ потомковъ; именно, оказалось, что наслѣдуется только материнскій признакъ. Из-

слѣдованія Корренса показали слѣдующее: если опылить цвѣтокъ, сидящій на бѣлой вѣткѣ, или даже въ бѣлой части пестролистой вѣтки, пыльцою цвѣтка нормально зеленаго растенія, то получатся только бѣлые, быстро умирающіе проростки.

Если же опылить цвѣтокъ зеленаго растенія пыльцою цвѣтка, сидящаго на бѣлой вѣткѣ пестраго растенія, то получается только зеленое потомство, которое ведетъ себя какъ гибридъ по отношенію ко всѣмъ признакамъ (напр., окраска цвѣтовъ и т. д.), за исключеніемъ признака пестролистости: наслѣдованіе здѣсь опять передается только по матери, т. е., потомки здѣсь оказываются всѣ зелеными. Гибридъ типа: — зеленый × бѣлый — остается и въ дальнѣйшихъ генераціяхъ константно зеленымъ.

Рис. 37. (455). *Antirrhinum majus albomaculata* (цѣлое растеніе).

Всѣ дальнѣйшія изслѣдованія показываютъ, что, вообще, *albomaculata* — признакъ всегда наслѣдуется только по матери. Поэтому, цвѣтокъ, сидящій на пестролистой вѣткѣ, при самоопыленіи даетъ зеленое, пестрое и бѣлое потомство; такое же потомство даютъ тѣ же цвѣты, если ихъ опылить пыльцою цвѣтка съ бѣлой вѣтки или съ чисто зеленаго растенія.

Здѣсь передъ нами, слѣдовательно, имѣется признакъ, который передается только яйцеклѣткой и въ дальнѣйшемъ не менделируетъ. Кромѣ того, признакъ этотъ, какъ мы видѣли, наслѣдуется очень неправильно, совершенно различнымъ способомъ различными цвѣтками одного и того же индивида.

Пониманія хода наслѣдственности въ этомъ случаѣ мы еще не достигли. Корренсъ, однако, считаетъ весьма вѣроятнымъ, что въ данномъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ явленіемъ принципіально отличнымъ отъ явленія наслѣдственности, именно, съ передачей болѣзненнаго явленія, локализированнаго въ протоплазмѣ. Поскольку намъ извѣстно, протоплазма каждаго растительнаго зародыша является производнымъ только матери. Съ мужскими половыми ядрами никакой протоплазмы не переносится [16]). Сопоставивъ это обстоятельство съ указанными нами выше явленіями наслѣдственности у родни *albomaculata*, мы найдемъ между этими явленіями такую естественную связь, для выясненія которой детали являются излишними.

a b

Рис. 38. (456). Листья зеленой (a) и бѣлой (b) родни *Pelargonium zonale*.

Совершенно аналогичныя родни, характера *albomaculata*, встрѣчаются также у *Antirrhinum* **(рис. 37)**, а также и у другихъ растеній.

Другой такого-же рода неменделирующій признакъ, обнаруживший иную закономѣрность въ наслѣдованіи, наблюдалъ я самъ лично (19) у *Pelargonium zonale*, извѣстнаго растенія любителей.

Многія растенія имѣютъ расы съ чисто бѣлыми листьями, напр., *Melandrium*, *Antirrhinum* и др. Эти расы при скрещиваніи съ зелеными расами совершенно правильно менделиру-

16) Вопросъ этотъ далеко еще не рѣшенъ относительно многихъ видовъ. Для нѣкоторыхъ-же видовъ установлено, что мужская протоплазма переносится съ половымъ ядромъ въ зародышевый мѣшокъ. *Ред.*

ютъ. F_1 оказывается зеленымъ, F_2 состоитъ изъ $^3/_4$ зеленыхъ и $^1/_4$ бѣлыхъ растеній. Изслѣдовавъ въ этомъ направленіи чисто бѣлую родню *Pelargonium* **(рис. 38 b)**, я нашелъ, однако, нѣчто совершенно иное. Сама по себѣ эта родня совершенно константна;

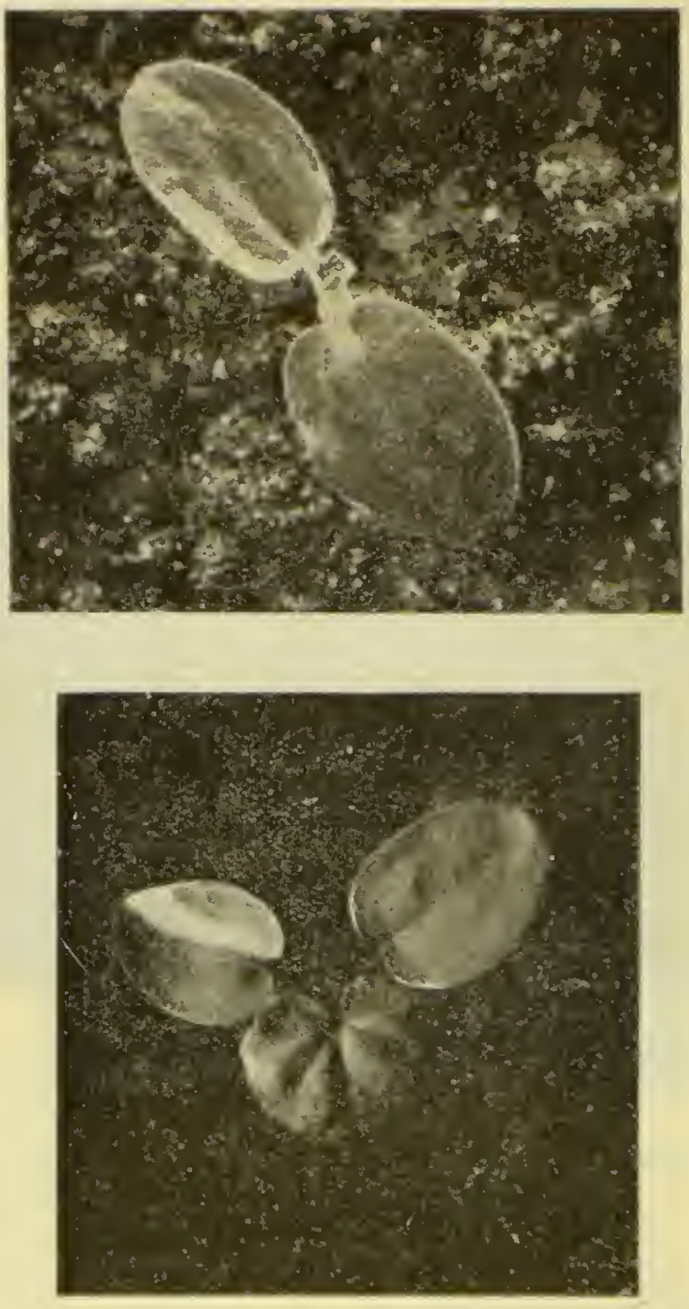


Рис. 39. (457—458). Проростки гибрида зеленой и бѣлой особей изъ родни *Pelargonium zonale*.

проростки всегда чисто бѣлые: та-же константность сохраняется и при вегетативномъ размноженіи: посредствомъ прививки бѣлыхъ живцовъ на зеленыя растенія, на счетъ которыхъ живетъ потомъ бѣлая вѣтка. Скрещиваніе между бѣлой и константно зеленой роднями даетъ потомство, у котораго бѣлыя и зеленыя

части комбинируются въ оригинальную мозаику (см. **рис. 39** и **40**, верхній рядъ). Каждое въ отдѣльности эти растенія очень отличаются другъ отъ друга: начиная отъ растеній, которыя выглядятъ почти бѣлыми и гдѣ лишь при внимательномъ разсматриваніи можно замѣтить нѣкоторыя зеленыя пятнышки, до зеленыхъ, съ единичными зелеными листочками, имѣются всѣ промежуточныя стадіи. Нѣкоторыя растенія кажутся совершенно бѣлыми, другія — зелеными; однако, весьма вѣроятно, что это только крайніе случаи, у которыхъ комплексы клѣтокъ иной

Рис. 40. (459—464). Проростки гибридовъ особей изъ зеленой и бѣлой родни *Pelargonium* (схематично).

окраски настолько малы, что могутъ быть обнаружены лишь съ помощью микроскопа. Эти растенія съ мозаичнымъ рисункомъ обнаруживаютъ совершенно своеобразный ходъ дальнѣйшаго развитія, что находится въ зависимости отъ особенностей того мѣста, изъ котораго развивается конусъ нарастанія.

Если конусъ нарастанія помѣщается въ зеленой области мозаичнаго комплекса, то изъ него развивается чисто зеленое растеніе, которое въ дальнѣйшемъ даетъ только зеленое потомство **(рис. 40 a)**.

Если же конусъ находится въ бѣлой области того-же комплекса, то и развившееся изъ него растеніе будетъ бѣлымъ

(рис. 40 c и 41), которое быстро умираетъ съ голода, если его не привить къ зеленому растенію.

Если же конусъ наростанія приходится какъ-разъ на границѣ зеленой и бѣлой областей мозаики, то выросшее растеніе будетъ съ одной стороны бѣлымъ, съ другой стороны — зеленымъ **(рис. 40 b и рис. 42)**. Листья, образовавшіеся на бѣлой сторонѣ, оказываются чисто-бѣлыми, на зеленой — зелеными, а тѣ, что въ пограничной области — наполовину зелеными, наполовину бѣлыми **(рис. 43)**. Ясно, что эти растенія имѣютъ на одной сторонѣ зеленый, а на другой — бѣлый конусъ наростанія. Это — „секторіальныя химеры", какъ условились ихъ называть[17]).

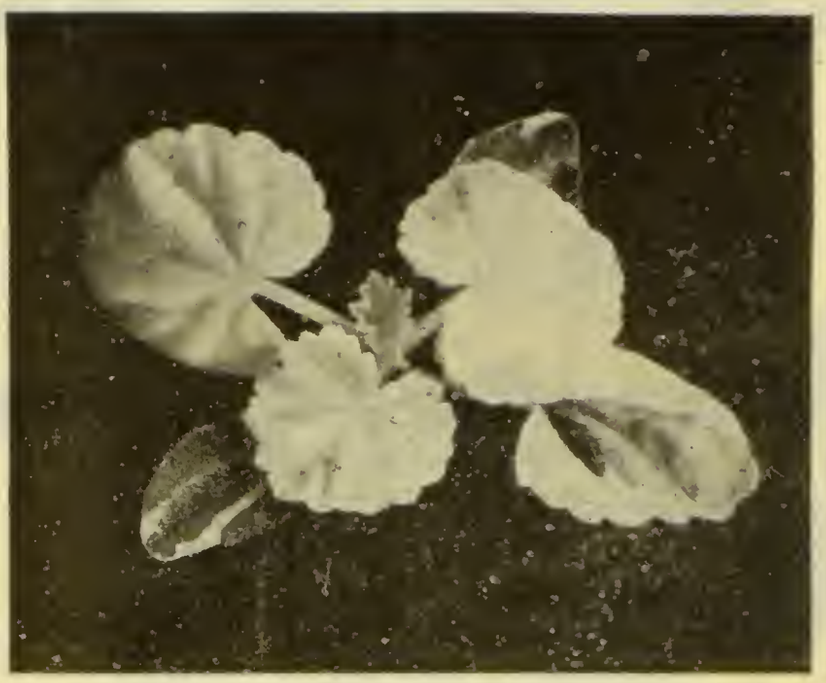


Рис. 41. (465). Молодой *Pelargonium* съ чисто бѣлыми листьями, развившійся изъ мозаичнаго сѣмяпа.

Побѣги, которые образуются на такой продольно раздѣленной секторіальной химерѣ, въ зеленой части ея являются зелеными: побѣги же, образовавшіеся въ бѣлой части — бѣлыми: тѣ и другіе оказываются константными.

Мы имѣемъ здѣсь, слѣдовательно, удивительный случай, когда уже въ первомъ поколѣніи происходитъ вегетативное расщепленіе: помѣсное растеніе само оказывается составленнымъ изъ зеленыхъ и бѣлыхъ мозаичныхъ частей.

Это вегетативное расщепленіе касается, однако,

17) Названіе „химера" было предложено Г. Винклеромъ (H. Winkler, 417) для растеній, вегетаціонный конусъ которыхъ состоитъ частью изъ клѣтокъ одной родни и частью изъ клѣтокъ другой (см. лекц. XIII).

только окраски листьевъ. Именно, если скрестить бѣлолистную и зеленолистную родню, которыя отличаются другъ отъ друга, помимо окраски листьевъ, и другими признаками, напр., окраской цвѣтовъ, то эти другіе признаки менделируютъ совершенно правильно; такъ, если мы скрестимъ бѣлолистную красноцвѣтную расу съ зеленолистной бѣлоцвѣтной, то гибриды въ отношеніи окраски листьевъ будутъ построены мозаично; относительно же окраски цвѣтовъ они будутъ типичными менделирующими гибридами, т. е., будутъ имѣть блѣдно-красные цвѣты. Бѣло-зеленая секторіальная химера, происшедшая изъ такого гибрида, имѣетъ блѣдно-красные цвѣты, независимо отъ того, будутъ

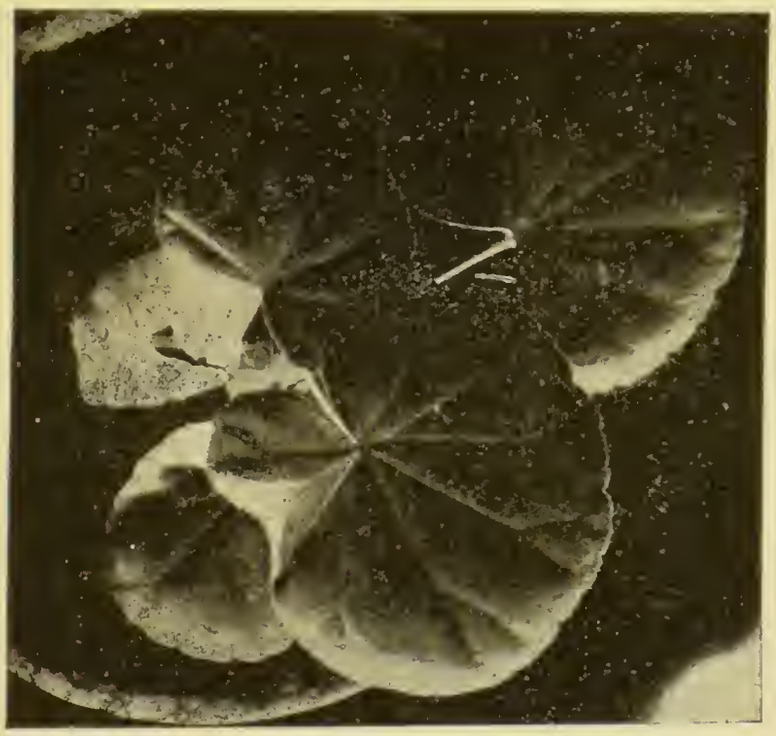


Рис. 42. (466). Зелено-бѣлая секторіальная химера, происшедшая изъ сѣянца съ мозаичнымъ рисункомъ по типу **рис. 40b.** При a — совершенно бѣлый листъ, помѣщенный въ бѣломъ секторѣ.

ли они находиться въ бѣлой или въ зеленой части химеры, и, если взять сѣмена цвѣтовъ, помѣщающихся въ зеленой части и получившихся путемъ самоопыленія, то происшедшее изъ нихъ потомство, т. е., второе поколѣніе расщепится, въ отношеніи окраски, на красноцвѣтное и бѣлоцвѣтное по правилу Менделя.

Pelargonium имѣетъ также **менделирующія** расы, отличающіяся окраской листьевъ; напр., имѣется желтолистная раса (гетерозиготная, съ золотистой окраской), совершенно гомологичная описанной выше (стр. 142) расѣ *Antirrhinum*. Гомозиготныя

желтолистныя растенія сами по себѣ, какъ и у *Antirrhinum*, нежизнеспособны, и золотистые гибриды между желтой и зеленой расами, при самоопыленіи, расщепляются на: $^1/_4$ гомозиготныхъ желтыхъ, быстро умирающихъ, $^2/_4$ гетерозиготныхъ золотистыхъ и $^1/_4$ гомозиготныхъ зеленыхъ растеній. При скрещиваніи золотистаго растенія съ зеленымъ, получается, согласно правилу (ср. стр. 143), 50% зеленыхъ и 50% золотистыхъ растеній.

Можно также произвести скрещиваніе между только что описанной бѣлой, неменделирующей родней и золотистой. При этомъ получится по 50% растеній съ мозаичнымъ рисункомъ, бѣло-зеленыхъ и бѣло-золотистыхъ; отсюда слѣдуетъ, что бѣлая родня содержитъ менделирующій факторъ, обусловливающій зеленую окраску листа, и что мозаичное расщепленіе не препятствуетъ менделированію этого фактора[18]).

Рис. 43. (467). Листъ зелено-бѣлой секторіальной химеры *Pelargonium*'а, сидящій какъ-разъ на границѣ зеленой и бѣлой частей.

Дать теоретическое объясненіе описаннымъ явленіямъ, конечно, не легко, не легко построить здѣсь и рабочую гипотезу. Я все-же предлагаю такую гипотезу, въ надеждѣ, что примѣнимость ея опредѣлится въ ближайшемъ будущемъ. Гипотеза моя такова.

Образованіе нормальной зеленой окраски въ хроматофорахъ зависитъ прежде всего отъ присутствія опредѣленныхъ менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ (ср. стр. 142). Эти менделирующія единицы (или факторы), насколько намъ извѣстно, вѣроятно, передаются клѣточнымъ ядромъ.

Кромѣ того, окраска хроматофоровъ зависитъ также отъ того, что сами хроматофоры обладаютъ извѣстнымъ опредѣленнымъ свойствомъ. Если растеніе обладаетъ въ какомъ-либо отношеніи непормально развитыми хроматофорами, то, несмотря на присутствіе въ ядрѣ всѣхъ менделирующихъ фак-

18) Еще не опубликованный мною опытъ.

торовъ, обусловливающихъ обычно зеленую окраску, окраска эта въ данномъ случаѣ не обнаруживается.

Хроматофоры высшихъ растеній, какъ это точно установлено, представляютъ собою совершенно самостоятельныя величины, размножающіяся только путемъ дѣленія себѣ подобныхъ. Всѣ хроматофоры любого растенія происходятъ, слѣдовательно, отъ тѣхъ, которые находились уже въ оплодотворенной яйцеклѣткѣ, хотя бы въ формѣ зачаточныхъ образованій. Если мы допустимъ теперь, что хроматофоры въ оплодотворенной яйцеклѣткѣ произошли частью отъ отца, частью отъ матери, то описанный нами результатъ скрещиванія между бѣлой и зеленой родами *Pelargonium*'а представится намъ въ слѣдующемъ видѣ: бѣлая родня, какъ сказано, обладаетъ ненормальными хроматофорами, которые не обнаруживаютъ никакой окраски, несмотря на присутствіе въ клѣточномъ ядрѣ всѣхъ менделирующихъ факторовъ для зеленой окраски. При оплодотвореніи бѣлой родни пыльцой зеленой, получаютъ оплодотворенную яйцеклѣтку, которая, слѣдовательно, будетъ имѣть бѣлые хроматофоры отъ матери, зеленые — отъ отца. Если такая яйцеклѣтка развивается въ зародышъ, т. е., начинаетъ энергично дѣлиться, то хроматофоры обѣихъ категорій совершенно случайно распредѣляются въ дочернихъ клѣткахъ, что влечетъ за собою своеобразныя послѣдствія, а именно: клѣтка, получившая случайно только бѣлые хроматофоры, будетъ при дальнѣйшемъ дѣленіи производить только бѣлыя клѣтки; наоборотъ, зеленая — только зеленыя. Тѣ же клѣтки, въ которыхъ окажутся хроматофоры обѣихъ категорій, при дальнѣйшемъ дѣленіи будутъ производить всегда зеленыя, бѣлыя и смѣшанныя клѣтки. Если мы представимъ себѣ цѣлый рядъ такихъ непосредственно слѣдующихъ другъ за другомъ дѣленій, что и наблюдается при развитіи зародыша и затѣмъ конуса наростанія, то число чисто зеленыхъ и бѣлыхъ клѣтокъ всегда должно быть относительно больше, чѣмъ число смѣшанныхъ клѣтокъ. Въ результатѣ, слѣдовательно, нужно ожидать, что въ конусѣ наростанія мы будемъ имѣть наконецъ только чисто бѣлыя и зеленыя клѣтки и иногда клѣтки съ хроматофорами обѣихъ категорій; поэтому, такіе гибриды должны рано или поздно вегетативно расщепиться на зеленые и бѣлые комплексы клѣтокъ. Такое вегетативное расщепленіе по этой теоріи основывается, слѣдовательно, только на распредѣленіи отцовскихъ и материнскихъ хроматофоровъ въ клѣткахъ дочернихъ растеній.

Описанный выше опытъ скрещиванія между бѣлой и золо-

тистой роднями *Pelargonium'a* съ точки зрѣнія этой гипотезы дѣлается понятнымъ самъ собою. Бѣлое растеніе, согласно теоріи, оказывается такимъ только потому, что оно имѣетъ ненормальные хроматофоры, несмотря на то, что ядра обладаютъ всѣми факторами для зеленой окраски. Наоборотъ, золотистое растеніе имѣетъ нормальные хроматофоры, но въ ядрѣ его отсутствуетъ существенный факторъ для зеленой окраски. Изъ растеній **перваго** поколѣнія, согласно теоріи, 50% должны быть гомозиготно зелеными и 50% золотистыми, причемъ тѣ и другія имѣютъ нормальные и ненормальные хроматофоры; поэтому, обѣ категоріи должны вегетативно расщепиться: первая категорія должна состоять изъ зелено-бѣлыхъ, а вторая — изъ золотисто-бѣлыхъ мозаичныхъ растеній. Данные нашего опыта, въ чемъ не трудно убѣдиться, совершенно согласуются съ теоретическими выводами.

Будущее должно показать правильность этой теоріи, особенно, что касается переноса въ яйцеклѣтку хроматофоровъ отцовскаго индивида.

Никакихъ другихъ очевидныхъ случаевъ, указывающихъ на то, что расовые признаки не менделируютъ, а подчиняются особымъ законамъ, до сихъ поръ по крайней мѣрѣ, мы не знаемъ. Конечно, существуетъ масса недостаточно проанализированныхъ наблюденій надъ наслѣдственностью, такихъ наблюденій, гдѣ трудно сказать, что къ нимъ примѣнимъ законъ расщепленія, но во всѣхъ этихъ случаяхъ еще труднѣе, еще менѣе допустимо утверждать, что они не подчиняются закону расщепленія.

Я уже неоднократно указывалъ на то, какъ неосторожно дѣлаютъ заключенія о непримѣнимости законовъ расщепленія, особенно, когда рѣчь идетъ объ опытахъ, произведенныхъ въ маломъ масштабѣ и съ незначительнымъ числомъ индивидовъ.

Чтобы не быть голословнымъ, я приведу еще нѣсколько примѣровъ. Очень часто, особенно въ болѣе старой литературѣ, можно найти данныя о томъ, что многіе гибриды въ отношеніи какого-либо признака занимаютъ промежуточное мѣсто или приближаются къ какому-либо изъ родителей и, не расщепляясь, во второмъ поколѣніи точно повторяютъ признаки перваго поколѣнія. Случаи, гдѣ дѣло, дѣйствительно, какъ-будто бы обстоитъ такъ, извѣстны каждому, кто занимался экспериментами подобнаго рода въ широкихъ размѣрахъ. Если, напримѣръ, скрестить

расы львинаго зѣва, одну низкорослую, другую высокорослую, то первое поколѣніе очень часто занимаетъ промежуточное положеніе, нѣсколько приближаясь, однако, къ болѣе высокой расѣ[19]). Если мы получимъ второе поколѣніе въ ограниченномъ количествѣ (10—20 растеній), то всѣ растенія этого поколѣнія въ значительномъ числѣ случаевъ въ отношеніи роста повторятъ первое поколѣніе. Достаточно, однако, расширить опытъ, воспитавъ нѣсколько сотъ индивидовъ второго поколѣнія, чтобы убѣдиться въ полной типичности расщепленія, но не съ однимъ, впрочемъ, а съ большимъ числомъ, приблизительно, съ шестью наслѣдственными факторами; и хотя значительное число растеній этого поколѣнія, представляющаго собою болѣе или менѣе сложныя гетерозиготы, по виду будетъ приближаться къ растеніямъ перваго поколѣнія, но все-же въ результатѣ расщепленія получатся и родительскія формы. Слѣдовательно, опытъ съ значительнымъ числомъ индивидовъ даетъ въ результатѣ лишь кажущееся отсутствіе расщепленія во второмъ поколѣніи. Ошибки подобнаго рода будутъ указаны нами, когда мы будемъ говорить о скрещиваніи „видовъ".

Впрочемъ, помимо указанныхъ случаевъ, имѣются подобныя наблюденія, исходящія и отъ опытныхъ экспериментаторовъ, какимъ, напр., является американскій зоологъ Кестлъ (Castle 62), описывающій примѣры, гдѣ отдѣльные признаки при скрещиваніи расъ не менделируютъ. Сюда, напр., относится изученный названнымъ ученымъ признакъ — длина ушей у кроликовъ. Кестлъ скрещивалъ крайне длинноухую расу (средняя длина уха — 220 mm.) **(рис. 44 b)** съ обыкновенной короткоухой **(рис. 44 a)** (средняя длина уха — 110 mm.); длина ушей помѣси оказалась промежуточной — около 160 mm.) **(рис. 44 c)**.

Изъ числа этихъ помѣсей были скрещены самцы и самки, потомство которыхъ, въ общемъ, почти повторило первую генерацію **(рис. 45)**. Обратное скрещиваніе гибрида перваго поколѣнія съ исходной формой дало аналогичный результатъ: при скрещиваніи съ длинноухой расой получилась довольно однородная генерація, длина ушей которой оказалась промежуточной между таковой первичнаго гибрида и длинноухой расы, съ которой былъ скрещенъ гибридъ.

Здѣсь, дѣйствительно, можно подумать объ отсутствіи расщеп-

19) Различіе такихъ расъ основывается иногда на одномъ, иногда на нѣсколькихъ факторахъ, хотя по внѣшнему виду индивидовъ опредѣлить это нельзя (ср. стр. 139).

a

b

c

Рис. 44. (468—470). a. Короткоухій гималайскій кроликъ ♂. b. Очень длиноухій кроликъ ♀. c. Гибридъ между a и b. (По Кестлу).

ленія, какъ и взглянулъ на дѣло Кестлъ. Однако, возможно и даже вѣроятно, что и здѣсь мы имѣемъ расщепленіе по закону Менделя, въ пользу чего особенно вѣскія указанія сдѣланы со стороны А. Ланга (A. Lang, 216) и Е. Иста (E. M. East, 126). Чтобы разобраться въ этомъ случаѣ, намъ необходимо опять возвратиться къ весьма важнымъ изслѣдованіямъ Нильссона-Эле о наслѣдованіи окраски зерна у пшеницъ (лекція VII, стр. 130).

Мы уже знаемъ, что у пшеницы имѣется, по крайней мѣрѣ, три независимо менделирующихъ фактора для красной окраски зерна, изъ которыхъ каждый самъ по себѣ способенъ вызвать красное окрашиваніе. Мы обозначили эти три фактора буквами **R**, **S** и **T**. Совмѣстное дѣйствіе этихъ трехъ факторовъ вызываетъ цѣлый рядъ оттѣнковъ краснаго окрашиванія, которые,

Рис. 45. (471). Кроликъ изъ второго поколѣнія, происшедшій отъ гибрида, изображеннаго на **рис. 44.**

ради простоты, мы будемъ дальше означать римскими цифрами: красный I, красный II и т. д. до красный VI. Растенія, содержащія всѣ три фактора: **RRSSTT**, будутъ темнокрасными и по интенсивности окраски попадутъ въ VI-ую категорію; растенія, содержащія только два изъ факторовъ, т. е., **RRSStt** или **RRssTT** или **rrSSTT**, будутъ нѣсколько свѣтлѣе, съ интенсивностью IV, и, наконецъ, растенія только съ однимъ изъ факторовъ, т. е., всѣ растенія формулъ **RRsstt** или **rrSStt** или **rrssTT** будутъ совершенно свѣтлокрасными и попадутъ въ категорію II. Интенсивность окраски будетъ также различна въ зависимости отъ того, содержитъ ли растеніе факторъ гомозиготно или гетерозиготно.

Если, напримѣръ, растеніе формулы **RRsstt** относится по интенсивности окраски ко II-ой изъ нашихъ категорій, то гетерозиготное растеніе формулы **Rrsstt** будетъ значительно блѣднѣе,

оно попадетъ приблизительно въ I-ую категорію; точно также растеніе формулы **RrSsTt** будетъ не въ VI-ой категоріи, а приблизительно въ III-ей; растеніе формулы **RRSSTt** попадетъ въ V-ую категорію, вмѣсто VI-ой и т. п.

Спрашивается, что же произойдетъ, если растеніе формулы **RRSSTT**, стоящее по интенсивности окраски въ высшей категоріи, скрестить съ бѣлымъ растеніемъ формулы **rrsstt**, категоріи „красной 0“? Оказывается, что F_1, т. е., первое поколѣніе, будетъ имѣть формулу **RrSsTt** и по окраскѣ займетъ, слѣдовательно, среднее положеніе, т. е., попадетъ въ III-ью категорію; второе поколѣніе будетъ состоять изъ 64-хъ категорій, такъ какъ гибридъ только что указанной формулы долженъ дать 8 различныхъ половыхъ клѣтокъ: **RST**, **RSt**, **RsT**, **Rst**, **rST**, **rSt**, **rsT**, **rst**, между которыми возможны нижеслѣдующія 64 комбинаціи:

Возможныя сочетанія половыхъ клѣтокъ, т.е., ожидаем. различныя катег. F_2:	Соотвѣтств. интенсивн. окраски.:	Возможныя сочетанія половыхъ клѣтокъ, т.е., ожидаем. различныя катег. F_2:	Соотвѣтств. интенсивн. окраски:
RRSSTT	красное VI	rRSSTT	красное V
RRSSTt	„ V	rRSSTt	„ IV
RRSStT	„ V	rRSStT	„ IV
RRSStt	„ IV	rRSStt	„ III
RRSsTT	„ V	rRSsTT	„ IV
RRSsTt	„ IV	rRSsTt	„ III
RRSstT	„ IV	rRSstT	„ III
RRSstt	„ III	rRSstt	„ II
RRsSTT	„ V	rRsSTT	„ IV
RRsSTt	„ IV	rRsSTt	„ III
RRsStT	„ IV	rRsStT	„ III
RRsStt	„ III	rRsStt	„ II
RRssTT	„ IV	rRssTT	„ III
RRssTt	„ III	rRssTt	„ II
RRsstT	„ III	rRsstT	„ II
RRsstt	„ II	rRsstt	„ I
RrSSTT	„ V	rrSSTT	„ IV
RrSSTt	„ IV	rrSSTt	„ III
RrSStT	„ IV	rrSStT	„ III
RrSStt	„ III	rrSStt	„ II
RrSsTT	„ IV	rrSsTT	„ III
RrSsTt	„ III	rrSsTt	„ II
RrSstT	„ III	rrSstT	„ II
RrSstt	„ II	rrSstt	„ I
RrsSTT	„ IV	rrsSTT	„ III
RrsSTt	„ III	rrsSTt	„ II
RrsStT	„ III	rrsStT	„ II
RrsStt	„ II	rrsStt	„ I
RrssTT	„ III	rrssTT	„ II
RrssTt	„ II	rrssTt	„ I
RrsstT	„ II	rrsstT	„ I
Rrsstt	„ I	rrsstt	„ 0=бѣлое

Согласно этому, мы должны бы ожидать, что въ F_2 вмѣстѣ съ очень рѣдкими индивидами, воспроизводящими какъ-разъ окраску исходныхъ расъ, встрѣтится цѣлый рядъ промежуточныхъ ступеней окраски отъ категоріи „красный I“ до „красный V“.

Если мы разсмотримъ только что приведенную таблицу, обращая вниманіе на то, насколько часто отдѣльныя категоріи окраски могутъ встрѣчаться въ F_2, то теоретически получимъ слѣдующія числа:

1	съ красн.	окраской	интенсивности	VI (какъ растеніе P_1).
6	„	„	„	V
15	„	„	„	IV
20	„	„	„	III
15	„	„	„	II
6	„	„	„	I
1	„	„	„	0 (бѣлое, какъ другое ларентальное растеніе P_1).

Отсюда видно, что второе поколѣніе въ этомъ случаѣ должно состоять изъ значительнаго числа индивидовъ, обладающихъ средней интенсивностью красной окраски и изъ очень немногихъ крайне темно окрашенныхъ, или соотвѣтственно-крайне свѣтлыхъ. Далѣе, при взглядѣ на рядъ арабскихъ цифръ только что приведенной таблицы, легко замѣтить, что рядъ этотъ, показывающій намъ частоту отдѣльныхъ категорій окраски, выражается **извѣстной уже намъ варіаціонною кривою.**

Если, слѣдовательно, окраска зерна зависитъ отъ цѣлаго ряда независимо менделирующихъ факторовъ, также независимо другъ отъ друга проявляющихся, но въ результатѣ суммирующихъ свое дѣйствіе (что и примѣнимо къ нашему примѣру), то данное гетерозиготное растеніе можетъ расщепиться на цѣлый рядъ различныхъ комбинацій, въ результатѣ чего получится рядъ различныхъ ступеней интенсивности окраски, причемъ особи средней интенсивности окраски будутъ очень часты; особи же крайней степени интенсивности окраски — рѣже, т. е., согласно кривой вѣроятности: чѣмъ дальше степень интенсивности отъ средней, тѣмъ меньше будетъ такихъ особей.

Теперь разсмотримъ съ точки зрѣнія этого опыта упомянутыя изслѣдованія Кестла надъ длиной ушей у кроликовъ.

Допустимъ, что длина ушей зависитъ отъ нѣсколькихъ, напр., отъ трехъ независимо менделирующихъ факторовъ, суммирующихъ, однако, свое дѣйствіе такимъ же образомъ, какъ въ

упомянутомъ опытѣ Нильссона-Эле. Назовемъ эти три фактора **A, B, C.** Кроликъ формулы **aabbcc** будетъ представлять собою обыкновеннаго короткоухаго (длина уха — 100 mm.) кролика. Каждый изъ трехъ факторовъ гетерозиготно увеличиваетъ длину уха на 20 mm. Кроликъ формулы **Aabbcc** будетъ имѣть, слѣдовательно, уши длиною въ 120 mm.; кроликъ формулы **AAbbcc** — 140 mm. и т. д.; гомозиготный же во всѣхъ трехъ факторахъ кроликъ, т. е., формулы **AABBCC** будетъ имѣть длину ушей 220 mm. При скрещиваніи кролика формулы **AABBCC** (длина ушей 220 mm.) съ кроликомъ формулы **aabbcc** (длина ушей 100 mm.), получатся въ первомъ поколѣніи особи формулы **AaBbCc**, длина ушей которыхъ равняется 160 mm. Если теперь скрестить другъ съ другомъ особи этого поколѣнія, то во второй генераціи получатся 64 категоріи, которыя согласно предыдущей таблицѣ, могутъ быть сведены въ слѣдующій рядъ:

у	1-ой	длина	ушей	220 mm.
„	6-ой	„	„	200 „
„	15-ой	„	„	180 „
„	20-ой	„	„	160 „
„	15-ой	„	„	140 „
„	6-ой	„	„	120 „
„	1-ой	„	„	100 „

Мы видимъ, такимъ образомъ, что изъ 64 животныхъ второго поколѣнія 50% имѣютъ длину ушей въ 140—180 mm., т. е., совершенно такую же промежуточную длину ушей, какъ и гибриды перваго поколѣнія. Ясно, что при *незначительномъ* числѣ индивидовъ, во второмъ поколѣніи могутъ получиться только такія промежуточныя особи, откуда и можетъ получиться *неправильный* выводъ, что F_2 повторяетъ F_1 и что будто бы здѣсь нѣтъ никакого расщепленія.

Мало вѣроятно, чтобы обѣ породы кроликовъ, употребляемыя *Кестлемъ* для опытовъ, различались бы *только* тремя независимо менделирующими факторами; гораздо вѣроятнѣе предположить еще большее число факторовъ, обусловливающихъ длину ушей. Если это такъ, тогда при маломъ количествѣ индивидовъ, мало шансовъ найти во второмъ поколѣніи даже намекъ на расщепленіе. Лишь въ томъ случаѣ, когда въ опытѣ манипулируютъ съ массой (съ тысячами) индивидовъ, можно замѣтить расщепленіе. Однако, при опытахъ съ кроликами оперировать съ такимъ количествомъ особей, едва-ли возможно. Такимъ образомъ, *о длинѣ ушей у кроликовъ нельзя также сказать, что она не менделируетъ.*

Скорѣе, пожалуй, можно говорить относительно нѣкоторыхъ наблюденій надъ скрещиваніемъ видовъ, напр., въ родѣ *Oenothera*, что они какъ бы не гармонируютъ съ законами расщепленія. Мы будемъ еще позже говорить объ этомъ въ XI и XII лекціяхъ. Какіе особые законы управляютъ наслѣдственностью этого рода, мы, конечно, не знаемъ.

Говоря о явленіяхъ наслѣдственности у бѣлой пеларгоніи, вегетативно расщепляющейся уже въ первомъ поколѣніи, мы вскользь коснулись вопроса, является ли клѣточное ядро единственнымъ или преимущественнымъ носителемъ менделирующихъ признаковъ или наслѣдственныхъ факторовъ. Та огромная роль клѣточнаго ядра, которую оно несомнѣнно играетъ въ процессѣ оплодотворенія, прежде всего останавливаетъ на себѣ наше вниманіе. Мы видимъ, что яйцеклѣтка и сперматозоидъ въ одинаковой мѣрѣ передаютъ наслѣдственные признаки, а между тѣмъ сперматозоидъ состоитъ почти исключительно только изъ клѣточнаго ядра: часто даже только изъ незначительнаго обрывка яйцевой массы.

Это теоретическое соображеніе вызвало рядъ экспериментовъ въ указанномъ направленіи: особенно важны изслѣдованія Бовери (Boveri, 39--41), который произвелъ, напримѣръ, слѣдующій опытъ: удаливъ искусственно ядра изъ яицъ морского ежа (*Sphaerechinus granularis*), онъ оплодотворилъ ихъ сперматозоидами другого вида, *Echinus microtuberculatus*, и получилъ гибридныя личинки, которыя обнаружили исключительно отцовскіе признаки. Всѣ подобные, весьма смѣлые опыты до сихъ поръ далеко еще не свободны отъ возраженій, и вопросъ этотъ экспериментально является нерѣшеннымъ. Тѣмъ болѣе желательно, поэтому, работать дальше въ указанномъ направленіи.

Впрочемъ, тѣ данныя, на которыхъ основывается современное ученіе о гибридизаціи, сами по себѣ позволяютъ сдѣлать нѣкоторые выводы въ пользу локализаціи наслѣдственнаго вещества: конечно, дѣлать это надо съ большой осторожностью.

По теоріи „присутствія и отсутствія“, при помощи которой теперь почти всѣ работаютъ, въ основаніи внѣшне видимыхъ признаковъ организма лежитъ болѣе или менѣе значительное число наслѣдственныхъ факторовъ. Каждый индивидъ можетъ имѣть или не имѣть извѣстнаго фактора, но при этомъ всегда большинство всѣхъ расовыхъ, а можетъ быть, также и видовыхъ отличій, обусловлено отсутствіемъ или присутствіемъ опредѣленныхъ наслѣдственныхъ факторовъ или цѣлой группой таковыхъ.

Каждый наслѣдственный факторъ можетъ, по теоріи, содержаться въ организмѣ однократно или вдвойнѣ. Всѣ индивиды, которые содержатъ одинъ наслѣдственный факторъ вдвойнѣ, переносятъ его и на всѣ свои зародышевыя клѣтки, но всѣ особи, имѣющія наслѣдственный факторъ только однократно (т. е. гетерозиготно), переносятъ его только на половину зародышевыхъ клѣтокъ, т. е., 50% какъ мужскихъ, такъ и женскихъ зародышевыхъ (половыхъ) клѣтокъ такого индивида не получаютъ этого наслѣдственнаго фактора.

Между этимъ теоретическимъ представленіемъ и тѣмъ, что извѣстно о поведеніи клѣточнаго ядра, существуетъ замѣчательный параллелизмъ.

Половыя клѣтки содержатъ въ своихъ ядрахъ опредѣленное число хромозомовъ, скажемъ x хромозомовъ. Это опредѣленное число хромозомовъ называютъ гаплоднымъ числомъ ихъ. Напр., лилія *(Lilium)* имѣетъ въ своихъ зародышевыхъ клѣткахъ 12, *Zostera* — 6 хромозомовъ. Индивидъ, происшедшій отъ соединенія двухъ половыхъ клѣтокъ, имѣетъ во всѣхъ своихъ ядрахъ двойное, диплодное число хромозомовъ 2x. *Lilium* имѣетъ въ вегетативныхъ клѣткахъ 24, *Zostera* — 12 хромозомовъ. При обыкновенномъ дѣленіи клѣтки, всѣ хромозомы сначала дѣлятся пополамъ; такимъ образомъ, происходятъ 4x хромозомовъ. Одну половину изъ нихъ получаетъ одна дочерняя клѣтка, другую половину — другая дочерняя клѣтка. Такимъ образомъ, этимъ путемъ происходятъ всегда опять ядра съ диплоднымъ числомъ хромозомовъ 2x. Однако, при одномъ изъ дѣленій, предшествующихъ образованію половыхъ клѣтокъ, при редукціонномъ дѣленіи, хромозомы 2x совсѣмъ не дѣлятся, т. е., не расщепляются, но просто одна половина x изъ нихъ переходитъ въ одну дочернюю клѣтку, другая половина — въ другую дочернюю клѣтку, и такимъ образомъ опять происходятъ клѣтки съ гаплоднымъ числомъ хромозомовъ въ своихъ ядрахъ.

Далѣе, многое говоритъ за то, что отдѣльные хромозомы одной клѣтки имѣютъ неодинаковыя функціи. Каждая зародышевая клѣтка имѣетъ „полный комплектъ" этихъ хромозомовъ и каждая диплодная клѣтка содержитъ этотъ комплектъ вдвойнѣ, одинъ — отъ отца, другой — отъ матери.

При редукціонномъ дѣленіи, дочернія клѣтки не получаютъ двойного комплекта хромозомовъ, т. е., онѣ имѣютъ не всѣ отцовскіе и не всѣ материнскіе хромозомы, но только нормальное число ихъ, причемъ отцовскіе и материнскіе хромозомы распре-

дѣляются въ дочернихъ клѣткахъ совершенно случайнымъ образомъ.

Этотъ процессъ могъ бы быть совершенно свободно положенъ въ основу явленій расщепленія гибридовъ. Если бы кто хотѣлъ составить себѣ чисто-теоретическое представленіе о цитологическихъ основахъ законовъ расщепленія, то ему пришлось бы придумать такой процессъ, какой мы въ дѣйствительности наблюдаемъ надъ хромозомами ядра при редукціонномъ дѣленіи: процессъ, соотвѣтствующій редукціонному дѣленію, долженъ быть, поэтому, принятъ во всякой теоріи вещественныхъ основъ законовъ расщепленія. То, что мы при цитологическомъ изслѣдованіи находимъ въ клѣточномъ ядрѣ, и спеціально въ хромозомахъ, какъ-разъ такія образованія, которыя всѣмъ своимъ поведеніемъ соотвѣтствуютъ нашему теоретическому требованію, дѣлаетъ весьма вѣроятнымъ, что въ этихъ органахъ мы имѣемъ носителей наслѣдствен-

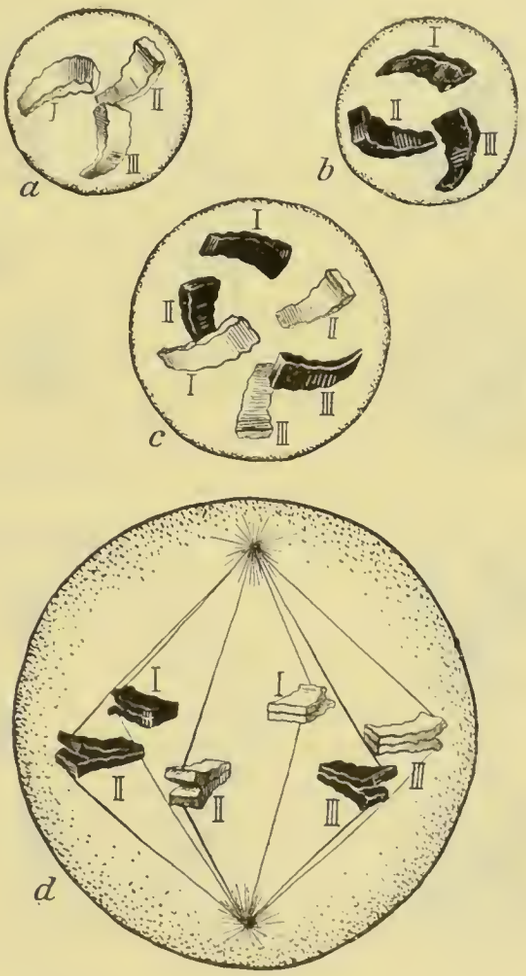


Рис. 46. (472).

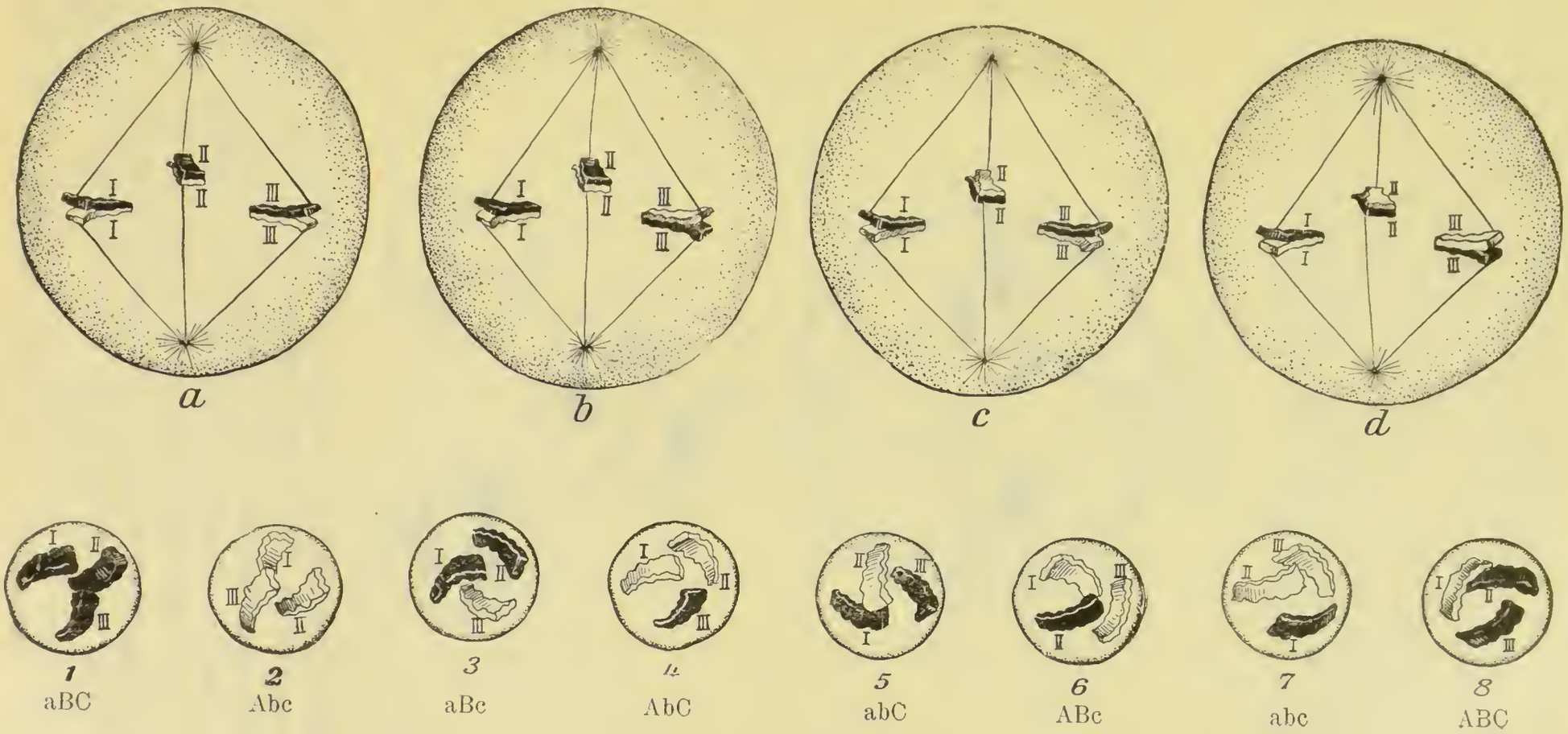


Рис. 47. (473—480).

ности или, говоря осторожнѣе, носителей **менделирующихъ** факторовъ.

Представимъ себѣ, что то, что мы называемъ „наслѣдственнымъ факторомъ", сосредоточивается въ одномъ опредѣленномъ хромозомѣ и разсмотримъ съ точки зрѣнія этой гипотезы любой изъ опытовъ скрещиванія. Существуютъ организмы только съ тремя хромозомами въ своихъ зародышевыхъ клѣткахъ, какъ напр., извѣстная любителямъ *Canna indica*. Допустимъ, мы скрещиваемъ бѣлоцвѣтную **(a)**, высокостебельную **(B)**, съ темнозелеными листьями **(C)** расу *Canna*-**aaBBCC** съ краснoцвѣтной **(A)** низкой **(b)**, съ свѣтлозелеными листьями **(c)** — **AAbbcc.**

Обозначимъ три хромозома половыхъ клѣтокъ, которые образуютъ полный комплектъ, цифрами — I, II, III и предположимъ, что наслѣдственный факторъ **A**, соотвѣтственно **a**, будетъ локализированъ въ хромозомѣ I, факторъ **B**, соотвѣтственно **b** — въ хромозомѣ II и **C**, соотвѣтственно **c** — въ хромозомѣ III.

Мы можемъ схематически представить себѣ зародышевую клѣтку расы *Canna* **(AAbbcc)**, какъ на **рис. 46 a**, и зародышевую клѣтку другой **(aaBBCC)**, — какъ на **рис. 46 b.**

Диплодная клѣтка гибрида между обѣими расами *Canna* можетъ быть тогда представлена схематически, какъ на **рис. 46 c.** На **рис. 46 d** представлено обыкновенное дѣленіе ядра въ этомъ гибридѣ, то дѣленіе, посредствомъ котораго происходятъ такія клѣтки, какъ на **рис. 46 c,** т. е., клѣтки содержащія о б а полные комплекта хромозомовъ. **Рис. 47** представляетъ редукціонное дѣленіе, гдѣ даны одновременно всѣ четыре различныхъ и одинаково возможныхъ способа такого дѣленія, при которомъ каждая дочерняя клѣтка будетъ имѣть полный комплектъ хромозомовъ, состоящій каждый въ отдѣльности изъ одного хромозома I, одного II и одного III, причемъ этотъ комплектъ будетъ состоять частью изъ „отцовскихъ", частью изъ „материнскихъ" хромозомовъ.

Если мы предположимъ, что каждый

отцовскій	хромозомъ	I	передаетъ	факторъ **A**
материнскій	„	I	„	„ **a**
отцовскій	„	II	„	„ **b**
материнскій	„	II	„	„ **B**
отцовскій	„	III	„	„ **c**
материнскій	„	III	„	„ **C**

то, какъ видно изъ **рис. 47**, у ж е п о с л ѣ р а з д ѣ л е н і я х р о м о з о м о в ъ д о л ж н ы п р о и з о й т и к а к ъ - р а з ъ 8 к а т е г о р і й

половыхъ клѣтокъ, которыя должны образовать, согласно теоріи, гибридъ формулы **AaBbCc.**

Исходя изъ этого, мы можемъ совершенно ясно представить себѣ, что и расщепленіе и разнообразное комбинированіе признаковъ, которыя должны послѣдовать, согласно теоріи, при образованіи гаметъ гибрида, будетъ обусловлено просто этимъ дѣленіемъ отцовскихъ и материнскихъ хромозомовъ.

Аналогія между тѣмъ, что мы должны теоретически принять на основаніи опыта скрещиванія, и тѣмъ, что мы наблюдаемъ при цитологическомъ изслѣдованіи дѣленія ядра и особенно редукціоннаго дѣленія, такъ очевидна, что мы вполнѣ можемъ допустить, какъ рабочую гипотезу, что эта аналогія не случайна, что расщепленіе гибрида дѣйствительно основывается на раздѣленіи отцовскихъ и материнскихъ хромозомовъ при редукціонномъ дѣленіи. Мы должны однако при этомъ спросить себя, не существуютъ ли факты, съ этой теоріей несогласные? Такихъ фактовъ пока мы еще не знаемъ, однако существуетъ путь, на которомъ можно искать ихъ и такимъ образомъ провѣрить нашу теорію. Число хромозомовъ у различныхъ видовъ большею частью не очень велико — приблизительно 12—15 — это число чаще всего бываетъ въ гаплодной генераціи. Спрашивается, не существуетъ ли однако такихъ расщепленій, въ которыхъ въ F_2 мы можемъ видѣть больше менделирующихъ факторовъ, чѣмъ сколько имѣется хромозомовъ въ соотвѣтствующемъ видѣ? Если мы скрестимъ двѣ расы *Canna*, различающіяся между собою 5 наслѣдственными факторами, и найдемъ, что всѣ 5 факторовъ независимо менделируютъ и образуютъ, допустимъ, 32 различныя гаметы, тогда мы можемъ съ увѣренностью сказать, что расщепленіе по Менделю должно основываться на чемъ-нибудь другомъ, а не на дѣленіи хромозомовъ.

Такой случай, однако, еще не извѣстенъ. Съ видами, которые, какъ *Canna*, имѣютъ только немногіе хромозомы, еще не производилось никакихъ опытовъ скрещиванія, а виды, съ которыми много экспериментировали, имѣютъ гораздо больше хромозомовъ, напр., *Antirrhinum* имѣетъ около 12—15; такое-же расщепленіе, въ которомъ менделировали бы самостоятельно болѣе 15 наслѣдственныхъ факторовъ, до сихъ поръ еще не было достаточно проанализировано.

Такимъ образомъ, мы не знаемъ еще ни одного наблюденія, которое говорило бы противъ того, что раздѣленіе отцовскихъ и материнскихъ хромозомовъ при редукціонномъ дѣленіи есть

просто эквивалентъ расщепленія по Менделю. Правда, для нѣкоторыхъ видовъ, напр. для гороха и *Antirrhinum majus*, извѣстно бо́льшее число самостоятельно менделирующихъ факторовъ, чѣмъ они содержатъ хромозомовъ, но еще не доказано, что всѣ эти факторы **одновременно** и независимо менделируютъ, а между тѣмъ только путемъ подобнаго наблюденія могла бы быть опровергнута наша теорія, на что особенно указывалъ Шпильманъ (Spillmann, 338). Пока, слѣдовательно, мы можемъ еще и дальше работать съ нашей теоріей, но испытаніе ея посредствомъ опытовъ скрещиванія видовъ, обладающихъ малымъ числомъ хромозомовъ, было бы благодарной задачей.

Мы не будемъ дальше углубляться въ подобные теоретическіе вопросы. Этими спекуляціями много не выиграемъ. Кто хочетъ болѣе вникнуть въ цитологическія подробности, тому можно указать на работы Бовери (Boveri, 39—43), Фикка (Fick, 134), Геккера (Haecker, 159), Моргана (Morgan, 254), и Страсбургера (Strasburger, 350—352, 355).

Нѣсколько подробнѣе слѣдуетъ однако остановиться здѣсь на нѣкоторыхъ цитологическихъ наблюденіяхъ, которыя представляютъ особый интересъ въ вопросѣ о наслѣдованіи пола.

Въ примѣрѣ, только что представленномъ нѣсколькими схематическими фигурами, мы имѣли одинаково много отцовскихъ и женскихъ хромозомовъ. Явленіе, что мужскія и женскія половыя клѣтки имѣютъ совершенно одинаковое число хромозомовъ, слѣдуетъ признать обычно за правило. Существуетъ, однако, цѣлый рядъ организмовъ, у которыхъ это не наблюдается. Уже около 20 лѣтъ тому назадъ Генкингъ (Henking, 172) для *Pyrrhocoris* установилъ, что у него мужскія половыя клѣтки двоякаго типа: однѣ изъ нихъ имѣютъ 1 хромозомомъ больше, чѣмъ другія. Съ тѣхъ поръ эти отношенія были изслѣдованы у многихъ насѣкомыхъ Е. Вилльсономъ (Willson, 416), Н. Стевенсомъ (N. M. Stevens, 349), Бовери (Boveri, 43) и др. Одинъ изслѣдованный Вилльсономъ клопъ, *Lygaeus turcicus*, имѣетъ напр., гаплодное число хромозомовъ 7, диплодное 14. Отдѣльные хромозомы — неодинаковой величины. Въ диплодныхъ клѣткахъ, т. е., въ вегетативныхъ клѣткахъ тѣла самокъ, ясно различаются 7 паръ хромозомовъ, — причемъ каждый типъ хромозомовъ, различающихся размѣрами, повторяется дважды. Въ клѣткахъ тѣла самцовъ, имѣются, правда, также 7 паръ хромозомовъ, но изъ нихъ только 6 — полныя, седьмая же пара

состоитъ изъ одного хромозома нормальной величины и изъ другого гораздо меньшихъ размѣровъ.

При образованіи половыхъ клѣтокъ, при редукціонномъ дѣленіи, происходитъ слѣдующее: у самокъ всѣ клѣтки тѣла содержатъ два комплекта хромозомовъ и соотвѣтственно этому всѣ яйцевыя клѣтки получаютъ одинъ полный комплектъ. У самцовъ клѣтки тѣла содержатъ только одинъ совершенно полный комплектъ хромозомовъ, въ другомъ-же комплектѣ — одинъ хромозомъ очень маленькій. Слѣдовательно, при редукціонномъ дѣленіи, одна половина сперматозоидовъ получаетъ полный комплектъ хромозомовъ, а другая половина — комплектъ съ маленькимъ хромозомомъ.

Такимъ образомъ, у этого клопа мы имѣемъ **цитологически** однородныя яйцевыя клѣтки, но сперматозоиды двоякаго рода.

Поэтому, при оплодотвореніи должны произойти, слѣдовательно, **цитологически** двоякаго рода виды индивидовъ, именно:

1. Яйцевая клѣтка съ полнымъ комплектомъ хромозомовъ × такой-же сперматозоидъ.

2. Яйцевая клѣтка съ полнымъ комплектомъ хромозомовъ × сперматозоидъ съ маленькимъ хромозомомъ.

Первую комбинацію даютъ животныя, которыя содержатъ два полныхъ комплекта хромозомовъ, какими являются въ этомъ случаѣ всегда только самки; вторую комбинацію — животныя, которыя содержатъ въ клѣткахъ тѣла одинъ полный и одинъ неполный комплектъ хромозомовъ, т. е., только самцы.

Подобные случаи установлены для множества другихъ насѣкомыхъ. Извѣстны также случаи, когда у самцовъ одинъ (у *Lygaeus* очень маленькій) хромозомъ совершенно отсутствуетъ.

Эти животныя, къ которымъ принадлежитъ уже раньше упомянутый *Pyrrhocoris*, имѣютъ

всѣ яйцевыя клѣтки	x	хромозомовъ
50 % сперматозоидовъ	x	„
50 % сперматозоидовъ	x — 1	„
всѣ клѣтки тѣла самокъ	2 x	„
всѣ клѣтки тѣла самцовъ	2 x — 1	„

Такимъ образомъ, вполнѣ возможно, что у *Pyrrhocoris* тѣ особи, которыя содержатъ извѣстный вполнѣ опредѣленный хромозомъ въ двойномъ количествѣ (какъ бы гомозиготный), всегда — самки, а тѣ, которыя имѣютъ его только единично — самцы.

Это много говоритъ въ пользу взгляда, что совершенно опредѣленный хромозомъ есть носитель опредѣляющаго полъ наслѣдственнаго фактора.

Надъ этими чисто цитологическими вопросами половой наслѣдственности въ настоящее время работаютъ съ большимъ усердіемъ и настойчивостью. Можно надѣяться, что и въ этой спеціальной области цитологическія изслѣдованія скоро приведутъ насъ къ опредѣленнымъ выводамъ, которые затѣмъ могутъ быть провѣрены экспериментально.

Лекція XI.

Категоріи „варіацій“. Мутаціи.

Въ предыдущей лекціи нами были указаны тѣ немногіе случаи, гдѣ, при скрещиваніи въ предѣлахъ вида, достовѣрно установлены уклоненія отъ извѣстнаго намъ закона расщепленія гибридовъ. Случаи эти пока единственные, такъ что, повидимому всѣ многочисленныя, даже самыя маленькія различія между подчиненными виду систематическими единицами, какъ то расами, разновидностями и т. д., наслѣдуются по закону расщепленія. Иной путь наслѣдованія, такимъ образомъ, есть исключеніе изъ правила. Этотъ тезисъ имѣетъ огромное значеніе для правильнаго пониманія всѣхъ тѣхъ явленій, которыя стремятся объединить терминомъ „варіированіе“.

Этотъ крайне расплывчатый терминъ требуетъ съ нашей стороны самаго строгаго критическаго анализа, чѣмъ мы и займемся сейчасъ, затронувъ предварительно нѣкоторые вопросы, которыхъ мы уже касались въ 1-й лекціи.

Благодаря изслѣдованіямъ Іоганнсена (Johannsen, 189) надъ фасолью и ячменемъ, а также работамъ другихъ изслѣдователей надъ различными растительными и животными организмами, въ настоящее время мы знаемъ, что „видъ“ представляетъ собою величину крайне сложную. Правда, это понятіе о видѣ, какъ сложной величинѣ, не было новымъ, уже и до Іоганнсена различали расы, разновидности, подвиды, маленькіе виды (petites espèces) и т. д., но только классическіе опыты Іоганнсена показали, что и тѣ подчиненныя виду величины, которыя считались простыми, элементарными единицами, далеко не являются такими, а въ свою очередь состоятъ изъ мельчайшихъ систематическихъ единицъ, такъ называемыхъ „чистыхъ линій“, вполнѣ константныхъ и однородныхъ, не считая, конечно, модификаціонныхъ отличій, свойственныхъ и этимъ элементарнымъ величинамъ въ одинаковой мѣрѣ съ другими. Для иллюстра-

ціи сказаннаго стоитъ припомнить, хотя бы данныя Іоганнсена относительно расы фасоли - „принцесса“, относящейся къ виду *Phaseolus vulgaris*.

Какъ названная фасоль, такъ и ячмень, да и вообще всѣ тѣ растенія, на которыхъ легко можно демонстрировать сложность состава вида, въ природѣ всегда являются автогамными, почему скрещиваніе, смѣшеніе даже мельчайшихъ систематическихъ единицъ этихъ видовъ, т. е., чистыхъ линій, возможно лишь, какъ исключительное явленіе, а потому сохранность ихъ систематической чистоты вполнѣ обезпечена, они являются вполнѣ обособленными, несмотря на сожительство бокъ-о-бокъ.

Однако искусственно не представляетъ никакого труда получать гибриды „чистыхъ линій“, которые въ ближайшей генераціи совершенно нормально менделируютъ, причемъ оказывается, что тѣ ничтожныя различія, которыя наблюдаются между двумя скрещенными линіями, не всегда основаны на одномъ только „наслѣдственномъ факторѣ“, а часто на многихъ, вслѣдствіе чего, въ извѣстныхъ случаяхъ, при расщепленіи, въ F_2 могутъ получиться новыя константныя комбинаціи наслѣдственныхъ факторовъ: иначе говоря, въ результатѣ расщепленія могутъ получиться новыя чистыя линіи. Спрашивается, какъ-же обстоитъ дѣло у аллогамныхъ растеній, у растеній чужеопыляемыхъ? Въ сущности говоря — также, какъ и у автогамныхъ. Изслѣдованія послѣдняго времени показали, что и здѣсь мы встрѣчаемся съ цѣлымъ рядомъ мельчайшихъ систематическихъ величинъ, чистыхъ линій, но эти чистыя линіи, если можно такъ выразиться, обыкновенно не являются чистыми, такъ какъ благодаря аллогаміи, онѣ самымъ сложнымъ образомъ гибридизированы другъ съ другомъ, какъ въ прошломъ такъ и въ настоящемъ. Несмотря на это однако, всегда возможно путемъ послѣдовательнаго самоопыленія легко анализировать эти сложные генетическіе комплексы и безъ особаго труда изолировать чистыя линіи въ собственномъ смыслѣ, которыя затѣмъ будутъ также константны, какъ и чистыя линіи упомянутой фасоли. Въ природѣ-же, при естественной обстановкѣ, у аллогамныхъ растеній, само собою понятно, чистыхъ линій въ собственномъ смыслѣ слова нѣтъ, такъ какъ почти каждая особь здѣсь является гетерозиготной въ цѣломъ рядѣ наслѣдственныхъ менделирующихъ факторовъ и при постоянномъ скрещиваніи здѣсь непрерывно образуются новыя комбинаціи наслѣдственныхъ факторовъ и непрерывно-же

происходитъ постепенное расщепленіе этихъ комбинацій. Вотъ это-то непрерывное образованіе комбинацій и расщепленіе ихъ, эта калейдоскопическая смѣна особей вида во времени и въ пространствѣ является одной изъ главныхъ причинъ того, что слѣдуетъ называть **„варіпрованіемъ"**.

Конечно, терминъ этотъ употребляется въ самыхъ различныхъ значеніяхъ. Такъ, систематики, работающіе исключительно надъ мертвыми объектами (гербарныя растенія), придаютъ широкое значеніе понятію — варіпрованіе, примѣняя этотъ терминъ для обозначенія, напр., того, что видъ состоитъ изъ расъ, разновидностей, подвидовъ и т. д. Въ болѣе узкомъ смыслѣ примѣняютъ тотъ-же терминъ для обозначенія явленія несходства потомковъ, какъ между собою, такъ и съ родителями. Однако и въ этомъ случаѣ терминъ „варіпрованіе" примѣняется далеко не къ однородному, простому понятію. Сейчасъ мы разсмотримъ причины несходства потомства данной родительской пары другъ съ другомъ и съ родителями, чтобы увидѣть, насколько различныя вещи объединяютъ здѣсь въ одномъ терминѣ — „варіпрованіе".

1. Модификація.

Рядъ причинъ, вызывающихъ указанное несходство, разсмотренъ нами уже въ лекц. I—III. Мы уже знаемъ, насколько внѣшніе признаки организма, его окончательная формировка, зависятъ отъ внѣшнихъ вліяній, отъ окружающей среды, въ которой онъ развивается и которая на него воздѣйствуетъ.

Мы уже имѣли случай убѣдиться въ томъ, что большее или меньшее несходство между особями одной и той-же генераціи данной родительской пары можетъ быть вызвано уже тѣмъ, что отдѣльныя особи развивались при различныхъ сочетаніяхъ внѣшнихъ условій. Намъ извѣстно также, „что это различіе, являющееся результатомъ различнаго модифицированія", очень часто подчиняется своеобразной закономѣрности, а именно, особи, модифицированныя въ крайнихъ направленіяхъ, очень рѣдки, особи, занимающія среднее мѣсто между крайними модификаціями — наиболѣе часты, и чѣмъ далѣе отстоитъ модификація отъ крайнихъ пунктовъ, тѣмъ чаще, вообще говоря, она встрѣчается. Иначе говоря, частота модификацій совпадаетъ съ кривой, приближающейся болѣе или менѣе къ кривой вѣроятности. Всѣ эти модификаціи не наслѣдуются, наслѣдуется лишь характер-

ная строго опредѣленная способность модифицированія, присущая данной роднѣ вида.

2. Образованіе варіацій путемъ комбинацій (комбинація).

У аллогамныхъ организмовъ къ указанной причинѣ отличій между потомками одной и той-же родительской пары присоединяется еще и другая, а именно, здѣсь при каждомъ спариваніи образуются болѣе или менѣе сложныя новыя комбинаціи наслѣдственныхъ менделирующихъ факторовъ.

Почти каждая особь изъ любой такой родни является гетерозиготной въ большомъ числѣ свойственныхъ ей наслѣдственныхъ факторовъ. Слѣдствіемъ этого является различіе наслѣдственныхъ формулъ отдѣльныхъ членовъ одной и той-же генераціи данной родительской пары, и отсюда различіе ихъ внѣшняго вида, ихъ внѣшнихъ признаковъ. Эти отличія, этотъ видъ варіацій, въ отличіе отъ модификацій, являются наслѣдственными, причемъ наслѣдственность эта часто проявляется крайне сложно, какъ это было указано въ послѣдней лекціи.

Эта вторая категорія варіацій очень часто смѣшивалась съ категоріей первой. Причину этого недоразумѣнія мы сейчасъ разъяснимъ.

Отличія, раздѣляющія отдѣльныя, постоянно скрещивающіяся между собою родни извѣстнаго аллогамнаго вида въ большинствѣ случаевъ крайне малы и ихъ модификаціонныя кривыя часто трансгредируютъ. При менделированіи, расщепляются онѣ крайне сложно, такъ что ходъ расщепленія мало замѣтенъ, такъ какъ отличія между особями такъ-же „расплывчаты“, какъ и у модификацій, но что особенно служило источникомъ недоразумѣнія, это то, **что отличія, основанныя на расщепленіи такихъ гибридовъ, внѣшне укладываются въ ту же варіаціонную кривую, что и модификаціи.**

Въ 10-й лекціи указаны были нами важные опыты Нильсона-Эле (Nilsson-Ehle, 265) съ пшеницей. Этими опытами установлено, что, напр., окраска зерна пшеницы зависитъ отъ 3 совершенно независимо менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ, изъ которыхъ каждый самъ по себѣ уже обусловливаетъ красное окрашиваніе зерна, но суммируя свои вліянія, они проявляются такъ, что растеніе, имѣющее, допустимъ, только одинъ изъ этихъ факторовъ, имѣетъ блѣдно-красныя сѣмена, а имѣющее всѣ 3 фактора — темно-красныя. При скрещиваніи особей изъ родни, у которой отсутствуютъ всѣ 3 фактора, съ особями родни, содержащей эти 3 фактора, въ F_2 полу-

чается рядъ особей съ различной интенсивностью окраски: отъ бѣлой до темно-красной со всѣми промежуточными оттѣнками. Чисто бѣлыя, какъ и темно-красныя особи — очень рѣдки, особи средней интенсивности окраски будутъ очень часты, т. е., частота ихъ будетъ возрастать отъ совершенно бѣлыхъ черезъ рядъ свѣтлокрасныхъ до красныхъ средней интенсивности, а затѣмъ будетъ падать постепенно къ темнокраснымъ, слѣдуя вполнѣ кривой вѣроятности.

Зависимость извѣстныхъ внѣшнихъ признаковъ (особенно такихъ, какъ вѣсъ, величина органовъ, интенсивность окраски и т. п.), отъ цѣлаго ряда независимо менделирующихъ факторовъ, суммирующихъ свое дѣйствіе, встрѣчается, вѣроятно, очень часто! Анализу подвергнуты до сихъ поръ однако лишь немногіе случаи.

Изъ сказаннаго ясно, что, наблюдая потомство особи сложногетерозиготной и примѣняя статистическій методъ къ изученію данныхъ, мы далеко не рѣдко будемъ получать кривую случайности. И наоборотъ: если мы находимъ, напримѣръ, что размѣръ извѣстнаго органа у потомковъ данной пары „варіируетъ“ по кривой случайности, то мы **ни въ какомъ случаѣ** не можемъ на этомъ основаніи судить о природѣ этого „варіированія“, такъ какъ это можетъ одинаково говорить, какъ въ пользу „модификированія“, такъ и въ пользу наличности „гибриднаго расщепленія“: въ **обоихъ** случаяхъ такая кривая возможна.

„Варіаціонныя кривыя“, полученныя статистически изъ данныхъ не анализированнаго предварительно въ другихъ отношеніяхъ матеріала [примѣры у Людвига (Ludwig, 227)], напримѣръ, кривыя числа́ плавниковыхъ лучей сельдей въ стадѣ, или числа́ краевыхъ цвѣтковъ отдѣльныхъ головокъ *Chrysanthemum leucanthemum*, или роста человѣка — могутъ быть, какъ модификаціонными, такъ и комбинаціонными кривыми, т. е. кривыми комбинаціи менделирующихъ факторовъ. Въ большинствѣ случаевъ, однако, имѣется одновременно и то, и другое.

Казалось-бы, само собою понятно, что нельзя смѣшивать эти двѣ принципіально различныя категоріи варіированія на основаніи только того, что въ обоихъ случаяхъ часто является кривая случайности, однако такое смѣшеніе имѣетъ мѣсто до-

вольно часто. Такъ, имѣющее за собой уже исторію понятіе — „флюктуирующія варіаціи“ въ сущности въ одномъ имени обнимаетъ обѣ эти категоріи, т. е. и модификацію и варіацію расщепленія (съ комбинаціонной варіаціей). Чѣмъ скорѣе размежуются эти два понятія, тѣмъ лучше.

Такъ какъ пока нѣтъ еще общепринятаго термина для обозначенія варіаціи второй категоріи, то я пока называю ее просто „варіаціей новыхъ комбинацій“.

Такъ какъ однако слово „варіація“ употребляется въ крайне различныхъ значеніяхъ, то лучше отбросить его вовсе тамъ, гдѣ желательно рѣзко отмѣтить категорію „варіаціи“, основанной на расщепленіи и постоянномъ образованіи новыхъ комбинацій наслѣдственныхъ факторовъ, примѣняя въ этомъ случаѣ просто терминъ **комбинація.**

Терминъ „варіація“ въ широкомъ смыслѣ будетъ объединять тогда, какъ собирательное названіе, всѣ 3 категоріи: модификацію, комбинацію и мутацію. Терминъ — „комбинація“ въ указанномъ здѣсь значеніи кратко упомянутъ уже Г. Шинцемъ (Schinz)[1]). Принятіе этого термина мнѣ казалось бы весьма цѣлесообразнымъ.

3. Мутаціи.

Къ двумъ вышеназваннымъ категоріямъ варіаціи намъ остается еще присоединить третью, о которой до сихъ поръ говорилось лишь вскользь, именно такъ называемую „мутацію“ или „гетерогенезисъ“ (Korshinsky, 208), т. е., появленіе наслѣдственныхъ отличій, не свойственныхъ родителямъ, у единичныхъ или нѣсколькихъ представителей потомства одной генераціи, независимо отъ гибриднаго расщепленія, по причинамъ въ большинствѣ случаевъ намъ неизвѣстнымъ.

Я позволю себѣ еще разъ для выясненія принципіальныхъ отличій между модификаціей и варіаціей, возникающей благодаря образованію новыхъ комбинацій наслѣдственныхъ факторовъ, а такъ-же и мутаціей прибѣгнуть къ примѣру изъ области химіи.

Различныя соединенія углеводородовъ ряда C_nH_{2n+2} называютъ парафинами. Этихъ парафиновъ имѣется значительное

1) H. R. Schinz. Referat über „A. Lang: Vererbungsversuche“ im Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. 1910. S. 25.

количество и всѣ они отличаются различными точками плавленія. Такъ, обычный, продажный парафинъ, *Paraffinum durum*, при 50°C представляетъ собою жидкость, при болѣе низкихъ температурахъ — плотную бѣлую массу. Другія соединенія этого рода, напримѣръ, *paraffinum liquidum*, остаются жидкими и при болѣе низкихъ температурахъ.

Если нагрѣть *paraffinum durum* до 60° C, то эта температура „модифицируетъ“ его такъ, что онъ получаетъ видъ *paraffinum liquidum*. Точка плавленія, т. е., *„способъ реагированія парафина на температурныя воздѣйствія“* при этомъ однако не мѣняется, несмотря на наличность плавленія, подобно тому какъ *Primula sinensis rubra*, цвѣтущая въ теплицѣ бѣлыми цвѣтами, отнюдь не превращается, благодаря этому, въ *Primula sinensis alba*. Вполнѣ возможно однако изъ однихъ и тѣхъ-же веществъ, изъ тѣхъ-же углеводородовъ, изъ которыхъ состоятъ *paraffinum durum* и *paraffinum liquidum*, составить цѣлый рядъ комбинацій, съ совершенно различными точками плавленія. Этотъ физико-химическій процессъ даетъ намъ нѣкоторую возможность перейти къ представленію о томъ, что мы называемъ „варіаціей, обусловленной новой комбинаціей наслѣдственныхъ факторовъ“.

Если бы мы, наконецъ, путемъ химическихъ факторовъ измѣнили составъ *paraffinum durum*, допустимъ, разрушили часть содержащихся въ немъ углеводородовъ и этимъ путемъ получили новый парафинъ, совершенно отличный отъ исходнаго матеріала, съ болѣе высокой, или болѣе низкой температурой плавленія, допустимъ 65°C или 30°C, то мы имѣли-бы передъ собою процессъ, нѣсколько аналогичный тому, что мы называемъ „мутаціей“. Разумѣется, наше сравненіе касается лишь образа, но не сущности сравниваемыхъ процессовъ.

Несмотря однако на столь рѣзкое принципіальное отличіе указанныхъ сейчасъ 3-хъ различныхъ категорій варіацій, рѣшеніе вопроса о томъ, къ какой изъ этихъ категорій относится данное уклоненіе особи отъ другихъ особей той же генераціи — поддается лишь эксперименту; рѣшать же это на глазъ — крайне затруднительно.

Если селекціонеръ имѣетъ, допустимъ, чистую породу (какъ понимаютъ послѣднюю селекціонеры) длинноухихъ кроликовъ, у которыхъ средняя длина ушей равна 200 mm., колебаніе-же этой длины у отдѣльныхъ особей происходитъ въ предѣлахъ отъ 180 mm. до 220 mm., то причины этого варіированія, этихъ колебаній, могутъ быть различны и, что особенно важно, они могутъ

быть обусловлены многими причинами, дѣйствующими совмѣстно и одновременно.

Прежде всего, какъ показалъ Кестлъ (Castle), размѣръ длины ушей зависитъ отъ цѣлаго ряда внѣшнихъ условій, слѣдовательно, колебанія въ этомъ отношеніи могутъ представлять собою типичныя модификаціи.

Съ другой стороны, достаточно допустить, напримѣръ, наличность, хотя бы 5 независимо менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ, суммирующихъ свое дѣйствіе и обусловливающихъ размѣръ длины ушей упомянутыхъ кроликовъ, чтобы получить возможность образованія варіацій путемъ новыхъ комбинацій этихъ наслѣдственныхъ факторовъ, при условіи гетерозиготности селекцируемыхъ особей (см. лекц. X, стр. 199, 200).

Наконецъ, возможно одновременное проявленіе модификацій и варіацій, вызываемыхъ новыми комбинаціями наслѣдственныхъ факторовъ, и именно это и наблюдается наиболѣе часто.

Съ какимъ изъ случаевъ имѣютъ дѣло, можно установить лишь путемъ экспериментовъ, путемъ изученія законовъ наслѣдованія признаковъ, что сопряжено съ значительными трудностями у раздѣльнополыхъ животныхъ, являющихся всегда аллогамными.

Если мы имѣемъ дѣло только съ модификаціями, то селекціонный процессъ крайнихъ варіантовъ этихъ модификацій, какъбы ни былъ онъ продолжителенъ, будетъ безрезультатнымъ: средняя длина ушей потомства селекцируемыхъ кроликовъ ничуть не измѣнится. Если-же путемъ селекціи удается передвинуть, хотя бы незначительно, названную среднюю величину, то прежде всего слѣдуетъ допустить наличность образованія варіацій путемъ новыхъ комбинацій наслѣдственныхъ факторовъ. Точный анализъ данныхъ расщепленія представитъ однако при этомъ огромныя трудности въ томъ случаѣ, когда отдѣльные типы будутъ модифицироваться трансгредируя.

Такія же затрудненія ожидаютъ насъ и въ томъ случаѣ, если мы попытаемся **только по виду** рѣшить, имѣемъ-ли мы передъ собою „мутацію“ или иную категорію варіацій.

Если бы, допустимъ, въ моихъ культурахъ *Antirrhinum*, среди особей хорошо извѣстной мнѣ, константной, вполнѣ чистой родни, напримѣръ, темно-красной, съ вполнѣ опредѣленной амплитудой колебанія интенсивности окраски, при нормальныхъ условіяхъ внезапно возникла особь, какъ мутантъ, съ нѣсколько болѣе свѣтлой окраской, чѣмъ исходная раса, то я могъ-бы

этого вовсе и не замѣтить, такъ какъ совершенно такую-же окраску могутъ имѣть и другія крайнія наиболѣе блѣдно модифицированныя особи исходной расы, тогда какъ мутантъ въ предѣлахъ специфической, свойственной ему способности модификировки можетъ представлять собою особь наиболѣе темноокрашенную. Установить появленіе такого мутанта въ этомъ случаѣ я могъ бы лишь тогда, когда бы данная особь была избрана мною въ качествѣ родоначальника. Въ этомъ случаѣ, прослѣдивъ исходящій рядъ ея генерацій, можно было-бы обнаружить, что потомство данной родоначальной особи въ исходящей линіи обнаруживаетъ въ среднемъ болѣе свѣтлую окраску, чѣмъ та, какая свойственна ея исходной родинѣ.

Рис. 48. (503). Мутантъ *Melandrium album* съ узкими листьями среди своихъ собратьевъ той-же генераціи.

Или возьмемъ другой примѣръ, о которомъ мы уже говорили въ лекціи IV, изъ опытовъ Тоуэра (Tower). Допустимъ, что при селекціонномъ процессѣ *Lepinotarsa decemlineata*, гдѣ модификація окраски очень широка, случайно возникаетъ мутантъ, нѣсколько темнѣе окрашенный, среди особей варіаціи *L. d. pallida* **(Табл. LXXX, фиг. 7).** Этотъ мутантъ вполнѣ можетъ остаться незамѣченнымъ нами, такъ какъ модификаціонныя кривыя *Leptinotarsa decemlineata* и *L. decemlineata* var. *pallida* въ нѣкоторыхъ частяхъ совпадаютъ. Случайно нѣсколько темно модифицированная особь *L. d.* var. *pallida* съ внѣшней стороны не отличима отъ свѣтло-модифицированной особи *L. decemlineata*.

Слѣдовательно, величина внѣшнихъ отличій уклоняющейся отъ исходной родни особи въ большинствѣ случаевъ не можетъ служить критеріемъ того, какую категорію варіацій мы имѣемъ передъ собою. Конечно, если мы въ теченіе многихъ лѣтъ наблюдаемъ въ культурѣ константную

темнокрасную родню львинаго зѣва и замѣчаемъ внезапное появленіе въ ней особи съ совершенно бѣлыми цвѣтами при вполнѣ обычныхъ внѣшнихъ условіяхъ, или, допустимъ, замѣтимъ, что изъ сѣмянъ константной родни *Melandrium* внезапно возникаетъ особь съ узкими листьями (**рис. 48**), тогда мы можемъ съ большой вѣроятностью уже и по виду допускать явленіе мутаціи (если конечно, нѣтъ сомнѣнія въ чистотѣ сѣмянъ и культуры). Такія выдающіяся мутаціи, дѣйствительно, встрѣчаются, но очень рѣдко; я хотѣлъ-бы даже обобщить мой личный опытъ и знанія въ этомъ отношеніи и сказать, что онѣ составляютъ лишь незначительную часть встрѣчающихся мутацій. Весьма значительное большинство всѣхъ мутацій можетъ быть открыто и узнано лишь путемъ тщательнаго изученія наслѣдственности признаковъ, путемъ веденія обширныхъ культуръ въ ихъ генеологической послѣдовательности, такъ какъ мутанты въ своихъ модификаціонныхъ кривыхъ пересѣкаются съ такими-же кривыми исходной родни.

Такимъ образомъ, упомянутыя нами выше 3 принципіально рѣзко отличающіяся категоріи варіацій, съ внѣшней стороны въ большинствѣ случаевъ не отличимы безъ дальнѣйшихъ опытовъ.

Если мы зададимся теперь вопросомъ, какая изъ трехъ названныхъ категоріи варіацій, т. е. модификаціи, комбинаціи (комбинаціонныя варіаціи) или мутаціи, въ общемъ, наиболѣе рѣзко сказывается на отличіяхъ особей извѣстной расы, то можно сказать — двѣ первыя категоріи.

У аллогамныхъ организмовъ въ большинствѣ случаевъ обѣ эти категоріи дѣйствуютъ совмѣстно, у автогамныхъ-же, напримѣръ, у чистыхъ линій фасоли, все варіированіе сводится почти исключительно къ модификаціямъ. Что касается мутацій, то онѣ встрѣчаются гораздо чаще, чѣмъ это принято думать, однако не настолько часто, чтобы ихъ ставить наряду съ индивидуальными варіаціями извѣстной родни.

У высшихъ животныхъ, по причинамъ, указаннымъ нами въ I лекц., способность модифицированія, въ общемъ, значительно съужена по сравненію съ растеніями; поэтому, здѣсь главной причиной индивидуальныхъ отличій отдѣльныхъ членовъ одной и той-же расы служатъ варіаціи, основанныя на новыхъ комбинаціяхъ наслѣдственныхъ факторовъ. Это относится и къ человѣку.

На стр. 221 сопоставлены охарактеризованныя нами 3 категоріи варіацій, объединявшихся въ прежнее время въ одномъ терминѣ — „варіація“.

Какъ видно изъ сказаннаго, изъ числа явленій, даже и въ данное время объединяемыхъ нѣкоторыми авторами подъ именемъ „варіація“, нами выдѣлена въ 3-ю группу особая категорія явленій, подъ именемъ **„мутація“.**

Подъ именемъ мутаціи понимаютъ исключительно такое явленіе, когда, въ силу въ большинствѣ случаевъ неизвѣстныхъ причинъ, потомство одного родителя, или одной родительской пары, обнаруживаетъ новые **наслѣдственные** признаки, т. е., обнаруживаетъ иной способъ реагированія на внѣшнія условія, чѣмъ родители, причемъ эти новые признаки основываются не только на новой комбинаціи наслѣдственныхъ факторовъ.

Употребляя терминъ „мутація“ въ такомъ смыслѣ, мы, конечно, мѣняемъ нѣсколько то содержаніе понятія „мутація“, какое дано ему Г. де-Фризомъ (H. de Vries, 395), однако именно въ такомъ смыслѣ терминъ мутація пріобрѣтаетъ въ послѣднее время все больше и больше правъ гражданства въ ботанической литературѣ.

Спрашивается, что-же собственно мы знаемъ объ этой категоріи варіацій? Строго говоря — очень мало, такъ какъ дать вполнѣ очевидное доказательство того, что въ извѣстномъ конкретномъ случаѣ дѣйствительно имѣется мутація, а не какая-либо иная категорія — исключительно трудно. Такихъ случаевъ, гдѣ позволительно говорить „о возможности“ и даже „о вѣроятности“ мутацій, описано очень много, но вполнѣ очевидныхъ и съ достаточной точностью изслѣдованныхъ — крайне мало.

Прежде всего, разъ рѣчь зашла о мутаціяхъ, наша мысль останавливается на извѣстныхъ изслѣдованіяхъ де-Фриза (H. de-Vries, 395), касающихся мутаціонныхъ явленій у *Oenothera Lamarckiana* (**рис. 49,** стр. 223).

Въ Европу названное растеніе введено изъ Сѣв. Америки, хотя точно не извѣстны ни его родина, ни время проникновенія въ Европу. Въ торговлѣ оно извѣстно давно, какъ декоративное растеніе и во многихъ мѣстахъ является одичалымъ.

Въ 1886 году Г. де-Фризъ встрѣтилъ заросль одичавшей *Oe. Lamarckiana* на пустырѣ въ Гильверзумѣ, у Амстер-

дама. Наблюдая составъ этой заросли, Г. де-Фризъ замѣтилъ нѣсколько особей, ясно уклоняющихся отъ другихъ многочисленныхъ, принятыхъ имъ за типъ. Перенеся нѣсколько типичныхъ экземпляровъ съ поля въ свой садъ, Г. де-Фризъ, исключивъ возможность скрещиванія взятыхъ особей, получилъ отъ нихъ, при условіи самоопыленія, 15000-ое потомство. Изъ числа этихъ 15000 только 10 особей обратили на себя вниманіе изслѣдователя замѣтнымъ уклоненіемъ отъ типа, а именно 5 особей имѣли очень широкіе листья и безплодные пыльники въ цвѣткахъ (послѣ была названа *Oe. lata*), другія 5 выглядѣли очень маленькими, почти карликовыми растеніями **(рис. 49)** (впослѣдствіи названа *Oe. nanella*).

1. **„Модификаціи“**	**ненаслѣдуемыя** отличія между особями одной и той-же опредѣленной родни обусловлены неодинаковымъ вліяніемъ внѣшнихъ условій, какъ то: свѣтъ, теплота, питаніе и т. д. на различныя особи. Ходъ этихъ видоизмѣненій часто выражается кривою случайности.	По виду эти три категоріи варіацій не могутъ быть узнаны и разграничены. Лишь тщательные эксперименты, направленные къ изученію наслѣдственности. могутъ выяснить причину варіированія, и, слѣдовательно, установить категорію. Границы между этими категоріями вполнѣ рѣзкія.
2. **„Варіаціи, обусловленныя новыми комбинаціями наслѣдственныхъ факторовъ“ или „комбинаціи“**	**наслѣдуемыя** отличія между особями одной и той же родни и между потомками одной и той же родительской пары, обусловлены расщепленіемъ гибридовъ и образованіемъ новыхъ комбинацій наслѣдственныхъ факторовъ. Такіе слѣдуютъ кривой случайности.	
3. **„Мутаціи“**	**наслѣдуемыя** отличія между родителями и	

„Мутаціи"	ихъ потомствомъ — возникаютъ однако и вегетативнымъ путемъ — обусловлены неизвѣстными причинами, независимыми отъ расщепленія гибридовъ.

Въ слѣдующіе годы высѣвались далѣе сѣмена растеній, подвергенныхъ самоопыленію, и получались тѣ-же результаты, т. е., среди огромнаго числа типичныхъ особей *Lamarckiana* всегда попадались отдѣльные мутанты, въ общемъ около дюжины различныхъ мутантовъ. Частота появленія ихъ достигала приблизительно $1^1/_2{}^0/_0$, т. е. изъ 200 сѣянцевъ около 3 были мутантами. Въ различные годы однако процентное число это сильно колебалось. Такъ, въ 1888 году оно достигало едва $0{,}1^0/_0$, а въ 1896 — почти $5^0/_0$.

Опыты Г. де-Фриза были повторены другими изслѣдователями, въ частности МакДугалемъ (Mac Dougal, 235), экспериментировавшимъ съ *Oe. Lamarckiana*, полученной изъ культуръ Г. де-Фриза и изъ другихъ источниковъ (Ботаническій Садъ въ Нью-Іоркѣ, сѣменоторговля Вильморина, въ Парижѣ и др.). Результатъ былъ тотъ-же, причемъ получались мутанты и новаго типа сравнительно съ тѣми, какіе получены Г. де-Фризомъ.

Мутанты *Oe. Lamarckiana* тщательно изслѣдованы въ смыслѣ постоянства, какъ путемъ отбора, такъ и провѣркой поведенія ихъ при скрещиваніи съ исходной формой и другими мутантами. Часть мутантовъ оказалась при этомъ совершенно константной; таковы: *Oe. laevifolia*, *Oe. brevistylis* **(рис. 50)**, *Oe. nanella*, *Oe. gigas*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. albida*, *Oe. oblonga*. Другая часть, напримѣръ, *Oe. scintillans*, оказалась неконстантной, и при самоопыленіи давала потомство смѣшанное, состоящее изъ чистой *Oe. Lamarckiana* и *Oe. scintillans*, причемъ потомство типа *Lamarckiana* оставалось въ дальнѣйшемъ константнымъ (исключая мутацій, которыя и здѣсь возникали), всѣ-же особи *scintillans* непрерывно давали смѣшанное потомство, т. е.: *Oe. Lamarckiana* и *Oe. scintillans*, въ теченіе многихъ генерацій. Непостоянство, „неконстантность" является постояннымъ признакомъ, какъ выражается де-Фризъ, у *Oe. scintillans*. Числовыя отношенія послѣдней къ *Oe. Lamarckiana* были различны, они колебались отъ 1 *scintillans* : 3 *Lamarckiana* до 3 *scintillans* : 1 *Lamarckiana*.

Очень своеобразно ведутъ себя мутанты при скрещиваніи съ

Рис. 49. (504). a — вѣтка *Oenothera Lamarckiana*. b — *Oe. nanella*, цѣлое растеніе въ томъ-же масштабѣ, что и фиг. a. c. — Болѣе взрослый сѣянецъ *Oe. gigas*. d — то-же *Oe. Lamarckiana*. e—k — соотвѣтствующіе листья: e — *Oe. Lamarckiana*, f — *Oe. nanella*, g — *Oe. gigas*, h — *Oe. rubrinervis*, i — *Oe. lata*, k — *Oe. scintillans*. [a по фотографіи P. P. Гейтса (R. R. Gates). b—k — по Г. де-Фризу (H. de Vries)].

исходной формой. Часть ихъ, напр., *Oe. brevistylis*, правильно менделируетъ при скрещиваніи съ *Oe. Lamarckiana*: F_1 — чистая *Lamarckiana*, а F_2 состоитъ изъ $^3/_4$ *Lamarckiana* и $^1/_4$ *brevistylis*. Изъ этого слѣдуетъ, что различіе между этими формами покоится только на одномъ наслѣдственномъ факторѣ.

Большинство-же мутантовъ при скрещиваніи съ исходной формой ведетъ себя совершенно своеобразно. Если Г. де-Фризъ скрещивалъ *Oe. nanella* × *Oe. Lamarckiana* или обратно, то въ F_1 получалось около 20% *Oe. nanella*, остальные были *Oe. Lamarckiana*.

Рис. 50. (505). Цвѣты: *Oe. Lamarckiana* (a) и *Oe. brevistylis* (b) по Г. де-Фризу (H. de Vries). (Переднія лепестки удалены).

Въ общемъ число *Oe. nanella* колебалось отъ 1—50%. Въ дальнѣйшемъ, какъ первая, такъ и вторая оставались константными. Схематически сказанное представится такъ:

Oe. Lamarckiana × *Oe. nanella* — P_1

около 20% *Oe. nanella* — около 80% *Oe. Lamarckiana* — F_1

Всѣ *Oe. nanella* — Всѣ *Oe. Lamarckiana* — F_2

То-же самое получается при *Oe. lata* × *Oe. Lamarckiana*.

Въ послѣднее время мутанты *Oe. Lamarckiana* тщательно изучены и съ цитологической стороны, особенно Р. Р. Гейтсомъ (R. R. Gates, 144—146). Вполнѣ надежный результатъ дали однако лишь изслѣдованія, касавшіяся *Oe. gigas*. Названный изслѣдователь нашелъ, что этотъ видъ имѣетъ двойное число хромозомовъ сравнительно съ *Oe. Lamarckiana* [послѣдняя имѣетъ 7 и **14** (гаплодная и диплодная стадіи), у *gigas*-же **14** и **28**], соотвѣтственно этому, клѣточныя ядра *gigas* больше, и клѣтки въ общемъ крупнѣе, въ связи съ чѣмъ находятся болѣе крупные размѣры всего растенія, чѣмъ и отличается этотъ видъ отъ *Lamarckiana*. Такимъ образомъ, получается впечатлѣніе, что, повидимому,

происхожденіе мутанта *Oe. gigas* основывается только на удвоеніи числа хромозомовъ.

Откуда и какъ произошло это удвоеніе хромозомовъ, не извѣстно. Гейтсъ (Gates) полагаетъ, что здѣсь въ яйцеклѣткѣ дѣленіе ядра, достигнувъ стадіи дѣленія хромозомовъ, закончилось не обычнымъ образованіемъ двухъ ядеръ, а образованіемъ лишь одного ядра, получившаго, такимъ образомъ, двойное число хромозомовъ.

Изслѣдованія въ этомъ направленіи, въ связи съ изученіемъ наслѣдственности и гибридологическимъ анализомъ, должны пролить свѣтъ, хотя бы на часть тѣхъ удивительныхъ явленій, которыя наблюдаются въ мутаціяхъ *Oe. Lamarckiana*.

Спрашивается теперь, возможно-ли на основаніи данныхъ объ *Oe. Lamarckiana* судить о частотѣ мутацій у другихъ растеній и животныхъ, а если нѣтъ, то что̀ извѣстно вообще о мутаціяхъ у другихъ организмовъ.

Обобщать данныя объ *Oe. Lamarckiana* безусловно нельзя.

Наоборотъ, многими авторами усиленно указывалось на необходимость большой осторожности въ выводахъ, связанныхъ съ явленіемъ мутированія *Oe. Lamarckiana*, т. к. причины этого явленія мы совершенно не знаемъ. Правда, Плате (Plate, 274), напр., какъ и др., настойчиво указывали на то, что *Oe. Lamarckiana* представляетъ собою гибридный видъ. Опубликованныя недавно изслѣдованія Г. Нильссона-Эле относительно варіированія *Oe. Lamarckiana* дѣлаютъ весьма вѣроятнымъ предположеніе, что мутанты этого вида являются результатомъ очень сложнаго расщепленія, почему *Oe. Lamarckiana*, вѣроятно, представляетъ собой весьма сложное гетерозиготное растеніе.

Нѣкоторое сходство съ *Oe. Lamarckiana* въ отношеніи мутированія, по изслѣдованіямъ Лидфорса (Lidforss, 210), проявляютъ нѣкоторые виды *Rubus* (ежевика). Здѣсь нѣкоторые виды также даютъ въ большомъ числѣ уклоняющіеся мутанты. Большинство другихъ растеній и животныхъ, изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи, ведутъ себя иначе. Мутанты встрѣчаются и здѣсь, но, вообще говоря, гораздо рѣже, и отличія между ними и исходными формами сводятся исключительно къ потерѣ или въ рѣдкихъ случаяхъ къ появленію одного единственнаго наслѣдственнаго фактора. Эти мутаціи, слѣдовательно, соотвѣтствуютъ лишь тому явленію, которое наблюдается у *Oe. brevistylis*.

Фактъ этотъ теперь не можетъ удивлять насъ. Точный анализъ животныхъ и растительныхъ видовъ показалъ, что расовыя отличія (да и видовыя въ большинствѣ случаевъ) основываются главнымъ образомъ только на отсутствіи или наличности опредѣленнаго наслѣдственнаго фактора (ср. лекц. X): если-же это такъ, то естественно ожидать, что и самое возникновеніе этихъ отличій точно также въ сущности основано на потерѣ или пріобрѣтеніи менделирующаго наслѣдственнаго фактора.

Заслуживаетъ однако вниманія фактъ, не вполнѣ пока понятный, что большинство точно изслѣдованныхъ мутантовъ, — чтобы не сказать всѣ! — являются минусъ-мутаціями, т. е., отличаются отъ исходной формы тѣмъ, что они потеряли извѣстный наслѣдственный факторъ, имѣющійся у исходной формы, почему при скрещиваніи такой, возникшей мутаціоннымъ путемъ родни съ исходной расой, эта родня ведетъ себя такъ, что мы всегда легко можемъ свести ея отличіе къ отсутствію одного единственнаго наслѣдственнаго фактора.

Къ этому выводу пришелъ Г. Нильссонъ-Эле на основаніи своихъ многолѣтнихъ изслѣдованій надъ пшеницей и овсомъ въ Свалёфѣ, а также и я лично на основаніи изслѣдованій надъ *Antirrhinum majus*, культуры котораго доводились мною до 30,000 особей въ годъ, гдѣ однако, исключая родни *Albomaculata* (лекц. X), мною были замѣчены только мутаціи, основанныя исключительно на потерѣ **одного** единственнаго наслѣдственнаго фактора. Такъ, нѣсколько разъ мною наблюдалось появленіе особей съ кремовой трубкой вѣнчика среди расы съ вѣнчикомъ окрашеннымъ „сплошь“ (особи, какъ на **рис. 16, табл. LXXV**, изъ расы, имѣющей цвѣты, какъ на **рис. 7, табл. LXXV**). Очевидно, здѣсь имѣется лишь утрата наслѣдственнаго фактора **D**. Вновь возникшія родни подобнаго типа не были раньше достаточно выяснены, т. к. не были описаны еще другія такія родни, которыя не содержали утеряннаго здѣсь наслѣдственнаго фактора. Въ другихъ случаяхъ, какъ и въ данномъ примѣрѣ, возникшіе мутанты, вообще, не представляли ничего новаго, такъ какъ другія расы — **dd** *Antirrhinum*, давно уже извѣстны.

Такую-же минусъ-мутацію представляетъ и узколистный *Melandrium* **(рис. 48)**. Здѣсь утраченъ наслѣдственный факторъ, обуславливающій ширину листьевъ, именно широкіе стеблевые листья, лепестки и чашелистики. Мутантъ, утратившій этотъ наслѣдственный факторъ, имѣетъ своеобразные узкіе лепестки.

Несравненно рѣже,, повидимому, возникаютъ мутанты въ силу пріобрѣтенія новаго наслѣдственнаго фактора, т. е. плюсъ-мутанты. Насколько я знаю, до сихъ поръ извѣстны лишь единичные, да и то недостаточно очевидные случаи. Фактъ этотъ не совсѣмъ понятенъ, такъ какъ трудно представить себѣ, чтобы весь процессъ дифференцированія формъ сводился только къ потерѣ отдѣльныхъ наслѣдственныхъ факторовъ.

Если мы обратимся къ знакомому намъ *Antirrhinum majus*, то увидимъ, что, за незначительными исключеніями, всѣ многочисленныя отдѣльныя родни его только на томъ и основаны, что одна группа менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ отсутствуетъ у одной родни, другая у другой и т. д. Если мы представимъ себѣ такую особь, которая совмѣщала-бы въ себѣ всѣ извѣстные у *Antirrhinum majus* наслѣдственные факторы гомозиготно (т. е., всѣ наслѣдственные факторы, распредѣленные по различнымъ отдѣльнымъ родямъ *Antirrhinum majus*), то путемъ минусъ-мутацій, т. е., путемъ потери единичныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, какъ это исключительно наблюдается въ опытахъ, можно получить все существующее разнообразіе отдѣльныхъ родней *Antirrhinum majus*.

Допускать, что процессъ образованія расъ дѣйствительно проходитъ приблизительно этимъ путемъ — нѣтъ достаточныхъ основаній. Это вопросъ совершенно неразрѣшенный и пока едва-ли разрѣшимый.

Вообще, едва-ли умѣстно спекулировать въ этомъ случаѣ, когда основа для этого такъ скудна и ненадежна: самый-же фактъ, что, исключая *Oenothera Lamarckiana*, *Rubus* и нѣсколькихъ другихъ единичныхъ случаевъ, значительное большинство несомнѣнно установленныхъ мутацій основаны на потерѣ единственнаго наслѣдственнаго фактора, мнѣ представляется крайне важнымъ.

Я хочу сказать еще нѣсколько словъ относительно того, какъ возникаютъ эти минусъ-мутаціи путемъ потери признака. Это происходитъ различно. Мутаціи могутъ возникать, какъ таковыя, въ вегетативныхъ и въ зародышевыхъ клѣткахъ, или, выражаясь иначе, — мутаціи въ диплодной и въ гаплодной генераціи.

Согласно „теоріи наличности и отсутствія наслѣдственныхъ факторовъ“, которой мы пользуемся въ этихъ лекціяхъ, наслѣдственные менделирующіе факторы содержатся въ генеративныхъ клѣткахъ, или, какъ теперь говорятъ, въ гаметахъ, въ единичномъ числѣ каждый, тогда какъ въ клѣткахъ особи, воз-

никшей изъ зиготы, то въ единичномъ, то въ двойномъ числѣ, въ единственномъ у тѣхъ особей, которыя въ этомъ факторѣ гетерозиготны и въ двойномъ — у особей въ томъ-же факторѣ гомозиготныхъ.

Отсюда, потеря наслѣдственнаго фактора скажется различно — смотря потому, послѣдуетъ-ли она въ генеративной клѣткѣ, гомозиготной или въ гетерозиготной — уже теоретически, поэтому, возможно различать 4 категоріи минусъ-мутацій.

Примѣръ лучше всего поясннтъ намъ это.

1. 1-я категорія. Потеря наслѣдственнаго фактора особью гомозиготною въ этомъ факторѣ.

Допустимъ, что мы имѣемъ особь *Antirrhinum* изъ темно-красной родни формулы **BBFFRRMMAALLggDDCC**, слѣдовательно, съ основнымъ кремовымъ цвѣтомъ и сплошь окрашеннымъ вѣнчикомъ, какъ на **рис. 10, табл. LXXV.** Въ данномъ случаѣ насъ интересуетъ лишь факторъ **F**, т. е., основной факторъ красной окраски вообще, поэтому дальше мы можемъ обозначать данную родню просто **FF**. Допустимъ теперь, что въ одной изъ клѣтокъ конуса нарастанія исчезъ одинъ факторъ F, точнѣе сказать, остался въ единственномъ числѣ: не **FF**, а **F**, что, согласно принятымъ нами условнымъ обозначеніямъ, дастъ этой клѣткѣ формулу **Ff** (f указываетъ отсутствіе фактора). Изъ этой клѣтки въ дальнѣйшемъ можетъ развиться цѣлая вѣтка, формулы **Ff**. Такая, возникшая мутаціоннымъ путемъ вѣтка, очень рѣдко можетъ быть замѣчена, такъ какъ особь формулы **FF** почти не отличима отъ таковой формулы **Ff**, однако сѣмена изъ плодовъ этой вѣтки уже обнаружатъ разницу: они дадутъ $^3/_4$ черно-красныхъ особей и $^1/_4$ кремовыхъ.

2. 2-я категорія. Потеря наслѣдственнаго фактора особью гетерозиготною въ этомъ факторѣ. Совершенно иной будетъ результатъ, если мы будемъ имѣть особь формулы **Ff** и если одна изъ клѣтокъ этой особи утратитъ факторъ, имѣющійся у нея только въ единственномъ числѣ. Въ этомъ случаѣ получится клѣтка формулы **ff** и развившаяся изъ нея вѣтка, имѣющая ту-же формулу, будетъ имѣть, слѣдовательно, уже кремовые цвѣты. Такая мутаціонная вѣтка будетъ ясно замѣтна уже и по виду.

3. 3-я категорія. Потеря наслѣдственнаго фактора цѣликомъ, т. е., потеря обоихъ равноцѣнныхъ его компонентовъ особью гомозиготною въ этомъ факторѣ. Въ этомъ теоретически возможномъ случаѣ допу-

скается, что факторъ F, находящійся въ клѣткѣ въ двойномъ числѣ, утрачивается совершенно, такъ что клѣтка пріобрѣтаетъ формулу ff; изъ такой клѣтки точно также развилась бы вѣтвь съ кремовыми цвѣтами.

4. 4-я категорія. Потеря наслѣдственнаго фактора въ генеративной клѣткѣ. Если мы допустимъ, что особь формулы FF, при образованіи гаметъ, въ силу мутаціи вмѣстѣ съ нормальными гаметами — F, дала также одну или нѣсколько гаметъ съ формулой f, т. е., безъ фактора F, то, естественно, что въ дальнѣйшемъ, при условіи самоопыленія, въ потомствѣ окажутся нѣкоторыя гетерозиготныя особи, которыя будутъ затѣмъ расщепляться. Разумѣется, теоретически возможны и особи формулы ff, но для этого необходимо, чтобы при образованіи женскихъ гаметъ и возникновеніи мутаціи одновременно то-же самое произошло и съ мужскими генеративными клѣтками; кромѣ того, нужно, чтобы случай благопріятствовалъ какъ-разъ встрѣчѣ мужской и женской гаметъ одинаковой формулы f. Естественно, поэтому, ожидать, что значительное число минусъ-мутантовъ, возникшихъ, какъ гамето-мутанты, должно быть гетерозиготнымъ. Эта мысль была высказана, впрочемъ, уже раньше Г. де-Фризомъ.

Все, что сказано сейчасъ, можно было-бы примѣнить и къ плюсъ-мутаціямъ, возникающимъ въ силу пріобрѣтенія новаго наслѣдственнаго фактора по причинамъ намъ неизвѣстнымъ. Однако на этомъ здѣсь мы не будемъ останавливаться просто потому, что такихъ мутацій мы пока достовѣрно вовсе еще не знаемъ.

Спрашивается, встрѣчаются-ли въ природѣ тѣ категоріи минусъ-мутацій, какія мы выше теоретически намѣтили?

Отчасти-да.

Намъ извѣстны минусъ-мутаціи, соотвѣтствующія категоріямъ 2 и 4; что же касается категорій 1 и 3, то съ достовѣрностью онѣ не установлены.

Поясним это примѣрами.

Очень просто обстоитъ дѣло съ минусъ-мутаціей, относящейся ко 2-й категоріи, у *Melandrium album*, что удалось наблюдать мнѣ лично (23). Нормальная зелень листьевъ у этого растенія зависитъ отъ цѣлаго ряда менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Въ отсутствіи извѣстнаго основного фактора X растеніе имѣетъ бѣлые листья, несмотря на присутствіе всѣхъ остальныхъ наслѣдственныхъ факторовъ зеленой окраски. Я имѣлъ только одно растеніе, гетерозиготное въ этомъ факторѣ,

т. е., **Xx**. Экземпляръ этотъ былъ женскій (*Melandrium album* — однополое растеніе). Послѣ опыленія пыльцой, взятой отъ гетерозиготной мужской особи, получилось, какъ и слѣдовало ожидать, потомство на $^3/_4$ зеленое и $^1/_4$ бѣлое. На этомъ растеніи — **Xx**, которое я также наблюдалъ „дико“ вблизи Берлина, по неизвѣстнымъ причинамъ на одной изъ вѣтокъ образовался совершенно бѣлый секторъ, производныя котораго, возникшія, какъ вегетативнымъ, такъ и генеративнымъ путемъ, оказались — **xx**. Очевидно, что въ данной точкѣ роста, по крайней мѣрѣ одна

Рис. 51. (506). Мутантъ *Antirrhinum majus*.

клѣтка утратила факторъ **X** и обратилась въ **xx**. Здѣсь, слѣдовательно, передъ нами случай вегетативной минусъ-мутаціи, гдѣ утраченъ наслѣдственный факторъ, имѣвшійся въ клѣткѣ въ единичномъ числѣ въ виду его гетерозиготности. Аналогичный случай наблюдался Бетсономъ (Bateson, 11). На одномъ экземплярѣ *Lathyrus odoratus*, гетерозиготномъ въ факторѣ **B**, модифицирующемъ красную окраску въ фіолетовую, образовался побѣгъ, давшій красные цвѣты: слѣдовательно, побѣгъ формулы **bb**, а не **Bb**.

Мутацію 4-й категоріи, какъ я полагаю, удалось наблюдать

также мнѣ самому[21]). Я имѣю ввиду образованіе чрезвычайно своеобразной чисто женской родни *Antirrhinum majus* (**рис. 51**), цвѣтущая вѣтка которой изображена на **рис. 52**. Не зная исторіи изображеннаго растенія, можно затрудниться даже опредѣлить, къ какому семейству оно относится. Тамъ, гдѣ обычно находится цвѣтокъ, мы всюду видимъ цѣлый побѣгъ съ многочисленными цвѣтами, причемъ цвѣты совершенно своеобразны: отдѣльные цвѣты состоятъ изъ ряда спирально расположенныхъ, скученныхъ чешуекъ, напоминающихъ чашелистики, изъ которыхъ самыя внутреннія, 4—5, носятъ характеръ лепестковъ. Пыльники вовсе отсутствуютъ, въ серединѣ цвѣтка находится завязь, состо-

Рис. 52. (507). Мутантъ *Antirrhinum majus*. Вѣтвь съ многочисленными чисто женскими цвѣтами, образовавшаяся на мѣстѣ одного нормальнаго цвѣтка: а — прицвѣтникъ, въ пазухѣ котораго нормально долженъ находиться цвѣтокъ.

ящая изъ 4—6 плодничковъ, съ длиннымъ столбикомъ. Чаще эти завязи вполнѣ или отчасти изуродованы, однако въ большинствѣ случаевъ вполнѣ плодовиты и послѣ опыленія пыльцей нормальнаго цвѣтка даютъ сѣмена. Эта оригинальная родня произошла слѣдующимъ образомъ. Въ 1908 году были взяты для опыта 2 экземпляра львинаго зѣва. Генезисъ этихъ 2-хъ особей и ихъ нисходящее потомство, получаемое при самоопыленіи, указывали на полную нормальность взятыхъ для опыта формъ. Путемъ скрещиванія ихъ имѣлось въ виду изслѣдовать наслѣдуемость окраски цвѣтовъ.

21) Объ этомъ я еще не публиковалъ.

F_1 (1909) состояло исключительно изъ особей совершенно нормальныхъ. Изъ числа этихъ особей 2 экземпляра были выдѣлены и ихъ сѣмена были высѣяны въ 1910 г. Одинъ изъ этихъ экземпляровъ далъ также вполнѣ нормальное потомство, другой — 135 нормальныхъ особей и 46 такихъ, которыя отличались указанными выше своеобразными цвѣтами. Очевидно, здѣсь произошло расщепленіе по Менделю, такъ какъ отношеніе 135 : 46 почти равно отношенію 3 : 1, т. е., какъ-разъ особи съ новой формой цвѣтка должны были утратить одинъ наслѣдственный факторъ, назовемъ его **K**, имѣющійся у нормальныхъ особей.

Материнское растеніе этой генераціи должно было имѣть, слѣдовательно, формулу **Kk**. Оба исходныхъ растенія (дѣдовская пара) были однако завѣдомо типа **KK**. Здѣсь, слѣдовательно, мы имѣемъ минусъ-мутацію, образовавшуюся въ силу утраты частью гаметъ фактора **K**, откуда и получилась гетерозиготность. Слѣдовательно, по всей вѣроятности, указанный случай относится къ 4-й категоріи гамето-мутацій, причемъ въ первомъ поколѣніи по виду это не было замѣтно.

Впрочемъ, съ полной увѣренностью этого утверждать нельзя; возможно, что и первое гетерозиготное растеніе вначалѣ имѣло формулу **KK**, но затѣмъ произошла въ немъ вегетативная мутація 1-й категоріи и какъ-разъ изъ этой мутирующей части развились плодущія вѣтви.

Не останавливаясь дальше на этихъ деталяхъ, сказанное можно резюмировать, слѣдовательно, лишь указаніемъ на то, что минусъ-мутаціи могутъ происходить различнымъ путемъ, причемъ крайне интересно въ отдѣльныхъ случаяхъ установить, какимъ именно путемъ произошло разрѣшеніе явленія. Пока мы знаемъ очень мало точно изученныхъ случаевъ этого рода.

Мутацій, происшедшихъ путемъ пріобрѣтенія новаго наслѣдственнаго фактора, повторяю, я не наблюдалъ, мнѣ не извѣстны такъ-же надежныя данныя и изъ литературы.

Я затрудняюсь сказать еще что-либо о мутаціяхъ. Слишкомъ мало имѣемъ мы достовѣрнаго матеріала. Правда, въ литературѣ имѣется масса описаній мутацій у различныхъ растеній и животныхъ, но въ этихъ описаніяхъ всегда отсутствуетъ главное — анализъ того, съ какимъ видоизмѣненіемъ имѣютъ дѣло — мутаціей, расщепленіемъ или какимъ-либо инымъ процессомъ, а тѣмъ болѣе съ какой категоріей мутацій.

Для изученія мутацій необходимы генеалогическія куль-

туры и именно культуры отдѣльнаго вида, который могъ-бы быть тщательно изслѣдованъ гибридологическимъ анализомъ. Кромѣ того, для сужденія о натурѣ мутаціи, необходимо скрещиваніе „мутанта“ съ исходной расой.

Такое тщательное изслѣдованіе мутаціонныхъ явленій, которое могло-бы удовлетворить утонченнымъ требованіямъ современной науки о наслѣдственности, является важнѣйшей задачей ближайшаго времени.

Немногое можно сказать сейчасъ и о причинахъ мутацій, такъ какъ и объ этомъ почти ничего мы не знаемъ.

Большое число всѣхъ извѣстныхъ мутацій произошло „произвольно“, иными словами: „мы не знаемъ, почему и какъ“.

Въ послѣднее время сдѣланъ цѣлый рядъ наблюденій, которыя указываютъ на возможность вызывать мутаціи искусственно, т. е., произвольно выбранными нами извѣстными условіями.

Многочисленные опыты въ этомъ направленіи произведены американскимъ зоологомъ Тоуэромъ (Tower, 368) надъ колорадскимъ жукомъ и близкими ему видами изъ *Chrysomelides*.

Съ этими опытами мы отчасти знакомы уже (лекц. III). Намъ уже извѣстно, что *Leptinotarsa decemlineata* въ окраскѣ своей подвержена значительной модификировкѣ въ зависимости отъ температуры и другихъ внѣшнихъ вліяній, но эти модификаціи не наслѣдственны.

Если культивировать этого жука въ большомъ количествѣ, то можно наблюдать, однако, и мутаціи. Тоуэръ наблюдалъ ихъ цѣлый рядъ, нѣкоторыя изъ нихъ изображены на **табл. LXXX.**

Эти мутаціи крайне рѣдки, на 6000 немутирующихъ животныхъ падаетъ приблизительно только одна мутація, но возможно, что еще меньше. Всѣ эти мутаціи относятся также къ минусъ-мутаціямъ, т. е., сводятся къ потерѣ одного единственнаго наслѣдственнаго фактора.

Появленіе мутаціи въ этихъ случаяхъ несомнѣнно должно быть приписано разрѣшающему дѣйствію опредѣленныхъ внѣшнихъ условій. Опишемъ, впрочемъ, одинъ изъ опытовъ Тоуэра.

Изъ числа спеціально воспитанныхъ при строгомъ подборѣ константныхъ особей *Leptinotarsa decemlineata* были взяты 4 самки и 4 самца и на извѣстное время подвергнуты вліянію высокой температуры (35° С), сухой атмосферы (45% относительная влажность) и низкаго давленія (20). Указанныя 4 пары жуковъ отложили въ этотъ періодъ 3 раза яйца[22]). Послѣ этого животныя были перене-

22) Видъ этотъ откладываетъ яйца порціями, съ значительными промежутками. *Ред.*

сены въ обычныя условія и дали еще 2 порціи яицъ. Слѣдовательно, весь процессъ созрѣванія, оплодотворенія и кладки 3-хъ первыхъ порцій яицъ происходили при крайне ненормальныхъ условіяхъ культуры, тогда какъ 2 послѣднія серіи яицъ развивались въ обычной обстановкѣ.

Изъ яицъ послѣднихъ серій получились только нормальныя, вполнѣ константныя особи.

Изъ первыхъ же трехъ порцій яицъ получилось 96 особей, изъ которыхъ 82 представляли мутацію *L. d. pallida* **(Табл. LXXX, рис. 7)**, 2 — мутацію *L. d. immaculothorax* и 14-типичную форму **(Табл. LXXX, рис. 6)**.

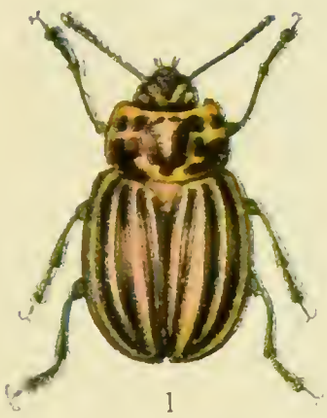
Всѣ эти мутанты, вслѣдствіе болѣзни, причиненной бактеріями, исключая 2 самцовъ *pallida*, погибли. Оставшіеся самцы — *pallida* были скрещены съ нормальной самкой *decemlineata* и дали въ F_1 гибриды съ видомъ *decemlineata;* послѣдніе, при скрещиваніи другъ съ другомъ, въ F_2 расщепились на 10 *pallida* и 30 *decemlineata*. Въ дальнѣйшемъ при расовомъ подборѣ *pallida* оказались константными. Такіе опыты были произведены Тоуэромъ и съ другими видами *Leptinotarsa*.

Ясно отсюда, что путемъ внѣшнихъ раздраженій, дѣйствующихъ на зародышевую плазму разрѣшается мутаціонный процессъ, подобный тому, который мы называли „произвольнымъ". Мутанты Тоуэра были всегда одинаковы съ тѣми, которые изрѣдка, но встрѣчаются и въ природѣ.

Повидимому, различныя разрѣшающія внѣшнія раздраженія могутъ вызвать одинаковыя мутаціи и наоборотъ — одни и тѣ-же раздражители могутъ разрѣшить различныя мутаціи *(pallida* и *immaculothorax* возникли одновременно).

Аналогичные опыты произведены Макъ Дугалемъ (Mac Dougal, 235) надъ растеніями. Онъ впрыскивалъ различные растворы солей въ завязь. Объ этихъ опытахъ пока не имѣется еще достаточныхъ данныхъ для критическаго сужденія. Можно упомянуть также работы Бларингема (Blaringhem. 35) въ томъ же направленіи. Вольфъ (Wolf, 422), экспериментируя надъ *Bacillus prodigiosus* и др. бактеріями, получалъ мутаціи, примѣняя въ качествѣ раздражителя различные яды въ растворахъ культуры и т. д.

Дальнѣйшую литературу вопроса можно найти: у Барбера (Barber. 3 a). Бурка (Burk. 49 a). Гансена (Hansen, 168. 169), Коваленко (Kowalenko, 208 a). Массини (Massini. 237 a), Мюллера (Müller, 257, 257 a). Прингсгейма (Pringsheim, 281 a).



1

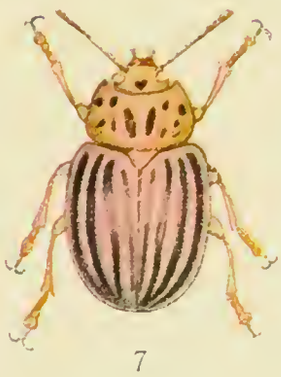
2

3

4

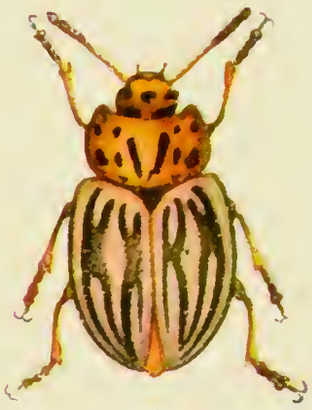
5

6



7

8



9

Мутации среди рода Leptinotarsa (по Tower) (рис. 417).

Фиг. 1. L. multitaeniata
„ 2. „ „ mut. melanothorax
„ 3. „ „ „ rubicunda
„ 4. „ „ личинка
„ 5. „ „ mut. rubic. личинка
Фиг. 6. L. decemlineata
„ 7. „ „ mut. pallida
„ 8. „ „ „ defectopunctata
„ 9. „ „ „ tortuosa

На основаніи этихъ данныхъ мы вполнѣ можемъ заключить, что путемъ внѣшнихъ раздраженій можно, такъ сказать, произвольно вызывать мутаціи. Для этихъ опытовъ открывается широкое поле дѣятельности будущимъ изслѣдователямъ.

Въ заключеніе слѣдуетъ упомянуть еще одно явленіе, въ основѣ котораго, вѣроятно, лежитъ нѣчто подобное явленію мутаціи. Я имѣю въ виду многочисленныя расы растеній, отличающіяся полосатостью въ окраскѣ цвѣтовъ (какъ **фиг. 23—25, табл. LXXV**). Тщательное изслѣдованіе показываетъ, что въ сущности это свойство окраски цвѣтовъ распространяется и на все растеніе. Это ясно замѣтно у *Antirrhinum*, гдѣ у такой полосатой расы также и листья имѣютъ красныя полосы, особенно на нижнемъ эпидермальномъ слоѣ. Такія же полосатыя родни наблюдаются у *Mirabilis*, *Verbena*, *Azalea* и другихъ многихъ растеній. Полосатость эта основана на одномъ менделирующемъ, съ нѣкоторыми усложненіями этого процесса, наслѣдственномъ факторѣ. Входить въ детали здѣсь не приходится, такъ какъ для этого понадобилась бы цѣлая лекція, да это и не нужно. Общей чертой всѣхъ этихъ полосатыхъ расъ является то, что, несмотря на полную чистоту подбора внутри родни, всегда появляются и особи лишенныя полосатости. Такія, вполнѣ гомогенно окрашенныя особи, напримѣръ, красныя у *Antirrhinum*, оказываются въ потомствѣ отчасти константными, отчасти расщепляющимися въ отношеніи 3 : 1 красныхъ и полосатыхъ.

Аналогично ведутъ себя родни, отличающіяся рябыми листьями: съ желтыми пятнами по зеленому фону. Эти „*пестрыя* родни“ даютъ также въ нисходящемъ поколѣніи всегда единичныя особи, окрашенныя гомогенно, вмѣстѣ съ тѣмъ, при скрещиваніи съ константно зеленой роднёй, онѣ совершенно правильно менделируютъ. F_1 гомогенно зеленое и F_2 состоитъ изъ $^3/_4$ зеленыхъ и $^1/_4$ пестрыхъ особей, съ нѣкоторымъ преобладаніемъ зеленыхъ: въ виду постояннаго возникновенія чисто зеленыхъ изъ пестрыхъ. Пестрыя родни, какъ и полосатыя, не константны и вегетативно, такъ какъ на нихъ также возникаютъ чисто зеленыя вѣтви, напр., у *Mirabilis Jalapa variegata*, изслѣдованной Корренсомъ (Correns, 90). Если изъ такой вѣтки при самоопыленіи цвѣтковъ ея, получить потомство, то оно состоитъ изъ чисто зеленыхъ и чисто пестрыхъ сѣянцевъ, въ отношеніи 3 : 1. Эти зеленые побѣги „*пестрыхъ* особей“ ведутъ себя, какъ-разъ такъ,

какъ гибриды между зеленой родней и „пестрой“, т. е., какъ гетерозиготная въ одномъ основномъ наслѣдственномъ факторѣ особь. Такія вѣтки не гомозиготно зелены, но гетерозиготно.

Такимъ образомъ, получается впечатлѣніе, что появленіе зеленыхъ пятенъ и вѣтвей у „*пестрыхъ*“-растеній основано на томъ, что отдѣльныя клѣтки чисто зелено-желтыхъ растеній внезапно получили основной наслѣдственный факторъ зеленой окраски. Если при этомъ изъ такой клѣтки образуется небольшой комплексъ клѣтокъ, то получается зеленое пятно, а въ случаѣ совпаденія такой клѣтки съ вегетаціоннымъ конусомъ — цѣлая вѣтвь. Вопросъ сводится, такимъ образомъ, какъ-бы къ такому явленію мутаціи, при которомъ въ растеніи возникаетъ въ единичномъ числѣ (не въ двойномъ) наслѣдственный факторъ, дотолѣ чуждый ему.

Впрочемъ, вѣроятно, дѣло обстоитъ иначе и сложнѣе. О появленіи вновь фактора, едва-ли можно говорить. Скорѣе слѣдуетъ допустить возможность не только наличности и отсутствія наслѣдственнаго фактора, но и третьяго его состоянія, перехода изъ одного состоянія въ другое, о чемъ пока возможно лишь гадать.

Резюмируя сказанное о мутаціяхъ, мы приходимъ къ слѣдующему.

Большинство, и при томъ значительное, хорошо изученныхъ мутацій основано на потерѣ какого-либо одного единственнаго наслѣдственнаго фактора. Вполнѣ доказанныхъ достовѣрныхъ случаевъ новообразованія одного или многихъ наслѣдственныхъ факторовъ, до сихъ поръ мы не знаемъ, какъ не знаемъ и **одновременной** потери многихъ независимо менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Кромѣ этихъ мутацій, наблюдавшихся у различныхъ растеній и животныхъ, наблюдаются у отдѣльныхъ видовъ, напр., у *Oenothera Lamarckiana*, мутаціи и иного характера, пока мало понятныя, гдѣ, вѣроятно, мы имѣемъ дѣло съ явленіемъ принципіально отличнымъ отъ упомянутыхъ минусъ-мутацій.

Относительно того, насколько часты эти минусъ-мутаціи, основанныя на потерѣ фактора, мы не знаемъ собственно ровно ничего, такъ какъ данныя наблюденій, указывающія на значительную рѣдкость мутацій: максимумъ — одинъ мутантъ на тысячу нормальныхъ особей — основаны на томъ, что большинство „маленькихъ“ мутацій просто не замѣчены.

Лекція XII.

Гибриды между видами. — Псевдогамія.

Все, что сказано нами до сихъ поръ о законахъ наслѣдственности, примѣнимо прежде всего только тогда, когда скрещиваемые организмы находятся въ ближайшемъ родствѣ, т. е., принадлежатъ къ одному и тому же виду. Спрашивается, какъ же обстоитъ дѣло при скрещиваніи индивидовъ, не принадлежащихъ къ одному и тому же виду? — Многое въ этой области намъ уже извѣстно, однако, все же прочныхъ и вполнѣ незыблемыхъ данныхъ мы пока не имѣемъ, т. е., имѣется multa, но не multum. Опыты полученія гибридовъ между особями, принадлежащими къ различнымъ видамъ, производились въ большомъ масштабѣ, но почти всѣ они страдаютъ отсутствіемъ детальнаго анализа, въ особенности этимъ страдаютъ скрещиванія между различными видами животныхъ.

Мы уже знаемъ, что у основательно изслѣдованныхъ въ этомъ направленіи видовъ растеній, значительное большинство отличій между различными родями одного и того-же вида покоится лишь исключительно на менделирующихъ наслѣдственныхъ факторахъ и что наслѣдованіе идетъ по законамъ расщепленія. Пожалуй, можетъ показаться, что подобное заключеніе приложимо также и къ признакамъ, отличающимъ различные виды. Во всякомъ случаѣ имѣются виды, дающіе при скрещиваніяхъ, въ генераціи F_1 прежде всего промежуточное образованіе, побуждающее насъ къ такому заключенію; однако расщепленіе это въ F_2 уже необычайно сложно. Именно, во всѣхъ до сихъ поръ изслѣдованныхъ случаяхъ указанное расщепленіе оказывалось столь сложнымъ, обнаруживало такъ много самостоятельныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, что желательный анализъ при этомъ оказался невозможнымъ.

Если скрещивать роди, различающіяся приблизительно въ 5 наслѣдственныхъ факторахъ (ср. представленный на **табл. LXXVI**

a

b

Рис. 53. (520, 521). Виды *Antirrhinum majus* (a) и *A. molle* (b).

случай), то генерація F_2 отличается уже крайней пестротой своего состава, однако эта пестрота — ничто въ сравненіи со сложнымъ расщепленіемъ нѣкоторыхъ гибридовъ между видами. Мнѣ очень часто приходилось наблюдать генераціи F_2, получаемыя отъ видовыхъ гибридовъ, гдѣ на сотни растеній не приходилось найти даже двухъ настолько похожихъ другъ на друга индивидовъ, чтобы ихъ можно было отнести къ одной и той же категоріи. Само собою разумѣется, что появляющіеся въ F_2 различные типы не остаются только въ предѣлахъ границъ обѣихъ скрещенныхъ родительскихъ формъ, но часто переходятъ эти границы, заходя гораздо дальше ихъ.

Перейдемъ теперь къ скрещиванію видовъ у рода *Antirrhinum*. Этотъ родъ имѣетъ морфологически очень рѣзко различимые виды, легко поддающіеся скрещиванію, въ результатѣ чего получаются вполнѣ плодоносные гибриды. Послѣднее приложимо, напр., къ обоимъ видамъ *A. majus* и *A. molle*. — *A. molle* съ ясной очевидностью отличается отъ *A. majus*. Растеніе это характеризуется сильной развѣтвленностью, низколежащими, почти стелящимися по землѣ стеблями, значительно меньшими и болѣе округленными листьями, причемъ стебли и листья покрыты густымъ сѣровойлочнымъ опушеніемъ. Цвѣты на $^1/_3$ меньше таковыхъ *A. majus*. Представленіе объ этихъ двухъ видахъ даютъ **рис. 53 a** и **b** и **55 a** и **c**.

Растенія F_1 представляютъ собою ясно выраженную промежуточную форму между родителями (рис. **54** и **55**). Возвратныя скрещиванія: *A. majus* × *A. molle* и *A. molle* × *A. majus* — даютъ идентичные результаты.

Хотя различныя растенія генераціи F_1 очень похожи другъ на друга, но все же они не вполнѣ тождественны; это объясняется, насколько я могу судить по своимъ наблюденіямъ, тѣмъ обстоятельствомъ, что экспериментируемые при скрещиваніи индивиды *A. molle* не во всѣхъ признакахъ гомозиготны, но въ довольно сложной степени гетерозиготны. *A. molle*, подобно всѣмъ вообще изслѣдованнымъ видамъ растеній и животныхъ, состоитъ изъ массы мельчайшихъ подвидовъ, и такъ какъ онъ размножается только при наличности чужеопыленія [23]), то естественно, что эти подвиды уже скрещены между собою весьма сложно. Морфологическія различія этихъ подвидовъ не очень значительны

23) Этотъ видъ отличается строгой безплодностью при самоопыленіи. Опыленіе рыльца собственной пыльцей никогда не даетъ плодовъ. При одновременномъ опыленіи собственной пыльцей и пыльцей другого вида, можно получить только гибридъ.

и касаются главнымъ образомъ густоты опушенія, отчасти окраски цвѣтовъ, величины листьевъ и т. д.

Растенія F_1 отъ скрещиванія *A. majus* × *A. molle* и *A. molle* × *A. majus* вполнѣ плодоносны даже при опыленіи соб-

Рис. 54. (522). Гибридъ F_1 между *A. molle* и *A. majus* (рис. 53).

a b c

Рис. 55. (523). Цвѣты *A. molle* (a), *A. majus* (c) и ихъ гибрида (b). Слѣдуетъ обратить вниманіе: *A. molle* имѣетъ длинную цвѣтоножку, *A. majus* короткую, а гибридъ приблизительно среднюю между названными длину цвѣтоножки. Такое же положеніе занимаетъ приблизительно гибридъ и по отношенію къ другимъ признакамъ, какъ напр., величинѣ и формѣ чашелистиковъ.

ственной пыльцей, какъ и родительское растеніе *A. majus*. F_2 же во всѣхъ отношеніяхъ проявляетъ поразительное разнообразіе, которое касается и роста растенія, и формы листьевъ, и харак-

тера опушенія, и величины и формы цвѣтовъ, а также и физіологическихъ особенностей, какъ то: способности размножаться черезъ самоопыленіе, ломкости стеблей и т. д.

Рис. 56 указываетъ нѣкоторые типы подобной генераціи F_2, касающіеся роста растенія; а на **рис. 57** и **58** изображены различныя формы цвѣтовъ. Насколько далеко это разнообразіе формъ переходитъ границы обоихъ исходныхъ видовъ, наглядно показываетъ **рис. 57**. Формы цвѣтовъ, подобныя представленнымъ на **рис. 57** g-m, не встрѣчаются ни у *A. molle*, ни у *A. majus*, ни даже у другихъ видовъ *Antirrhinum*.

Рис. 56. (524). Нѣкоторыя изолированныя растенія изъ F_2, полученныя отъ скрещиванія *A. majus* × *A. molle*. Наблюдаются крупныя различія въ ростѣ, вѣтвленіи, величинѣ листьевъ и т. д.

Сходныя формы можно найти лишь у другихъ родовъ сем. **Scrophulariaceae.**

Представленными на **рис. 57** и **58** растеніями далеко не исчерпывается все могущее встрѣтиться разнообразіе типовъ формы цвѣтовъ, причемъ какихъ либо отчетливыхъ границъ между отдѣльными категоріями не наблюдается. При тщательномъ просмотрѣ грядки F_2, легко найти особи, занимающія по формѣ цвѣтовъ приблизительно среднее положеніе между изображенными на **рис. 57** k и **57** f и т. д.

Въ зависимости отъ признаковъ примѣняемой для даннаго скрещиванія расы *A. majus*, сильно мѣняется въ частностяхъ, какъ внѣшній обликъ генераціи F_1, такъ въ особенности и со-

ставъ генераціи F_2. Скрещиваніе между пелорической расой *A. majus* и *A. molle* представлено на **рис. 59** и **60.** Какъ видно, растенія F_1 имѣютъ здѣсь вполнѣ нормальные цвѣтки, но въ

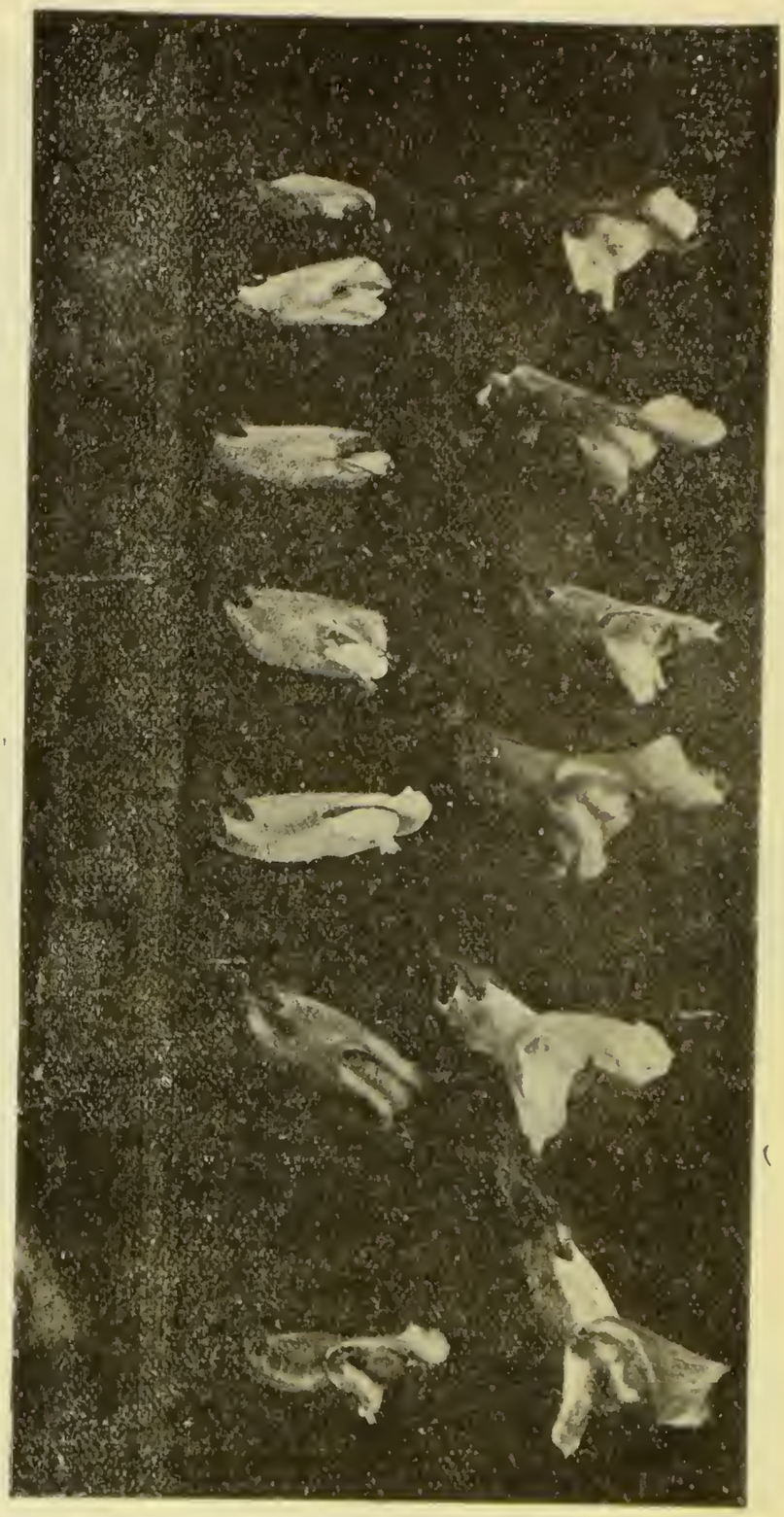


Рис. 57. (525). Различные типы цвѣтковъ изъ F_2 гибридовъ *A. majus* × *A. molle*, изображенныхъ на **рис. 55.** Каждый цвѣтокъ взятъ изъ различнаго экземпляра (цвѣты одного и того-же экземпляра одинаковы). Легко видѣть, какъ менделируютъ форма цвѣтка и длина столбика. Длина цвѣтоножки зависитъ здѣсь, очевидно, отъ многихъ наслѣдственныхъ факторовъ, независимо менделирующихъ: попадаются коротк і я (d, e, m) и длинныя (a), какъ и различныя, какъ бы промежуточныя по длинѣ цвѣтоножки. Приблизительный подсчетъ грядки показалъ, что очень короткія и очень длинныя цвѣтоножки — рѣдки, цвѣтоножки средней же длины гораздо чаще. Отношенія, слѣдовательно, тѣ же, что и изложенныя нами на стр. 195 для длины ушей у кроликовъ.

F_2, наряду со всѣми другими различіями въ формѣ цвѣтковъ, обнаруживается еще менделированіе пелорическихъ цвѣтковъ, такъ что приблизительно $^1/_4$ всѣхъ F_2 растеній имѣетъ

радіально пелорическіе цвѣты, отличающіеся, однако, другъ отъ друга по величинѣ, окраскѣ и въ частностяхъ по формѣ — напр. длинѣ трубки вѣнчика, — и т. д.

Итакъ, относительно фактора **E**, обусловливающаго собою нормальную форму цвѣтовъ (ср. лекц. V, стр. 89), легко видѣть, что расщепленіе здѣсь слѣдуетъ вполнѣ закону Менделя. Въ результатѣ даннаго опыта *A. molle* въ своей наслѣдственной формулѣ ясно обнаруживаетъ наличность фактора **EE**.

При сходныхъ наблюденіяхъ, касающихся другихъ наслѣдственныхъ факторовъ *A. majus*, какъ напр., фактора **A** (который придаетъ цвѣту „верблюжьей окраски“ черезчуръ красный оттѣнокъ), мы найдемъ, что и этотъ факторъ, при скрещиваніи данныхъ видовъ, вполнѣ правильно менделируетъ, т. е., *A. molle*, очевидно, имѣетъ въ формулѣ факторъ **AA**. Если **aa** — *A. majus*, т. е., если свѣтлокоричневое растеніе, скрещивать съ *A. molle*, то растенія F_1 будутъ имѣть „красный“ оттѣнокъ, въ F_2 же $^1/_4$ всѣхъ растеній опять обнаружитъ свѣтлокоричневый цвѣтъ. Въ деталяхъ, конечно, распредѣленіе окраски лепестковъ и рисунокъ послѣднихъ очень разнообразны. Они могутъ быть окрашены гомогенно, пестро и жилковидными полосами, но, если принять во вниманіе только основную окраску, то $^1/_4$ растеній будетъ имѣть оттѣнокъ, характерный для **aa**, т. е., свѣтлокоричневый, а $^3/_4$ растеній — характерный для **Aa** и **AA**, т. е., красный. Такимъ путемъ относительно цѣлаго ряда уже извѣстныхъ для *A. majus* наслѣдственныхъ факторовъ можно установить, содержатся ли они въ *A. molle*, или отсутствуютъ въ немъ. Я увѣренъ, что *A. molle* въ своей формулѣ имѣетъ факторы: **FFDDAAIIEE**, и что осуществленіе подобнаго анализа является только вопросомъ времени. Но, конечно, подобные опыты потребуютъ большой затраты времени и труда.

Рис. 58. (526). Цвѣтокъ, принадлежащій къ генераціи, которая изображена на **рис. 57.** Своеобразныя нити у нижней губы не наблюдаются ни у одного другого вида р. *Antirrhinum*.

Интересно отмѣтить, что и способность размножаться путемъ самоопыленія наслѣдуется по законамъ расщепленія: *A. majus* имѣетъ эту способность, *A. molle* ею не обладаетъ: F_1 при скре-

щиваніи состоитъ изъ особей, размпожающихся черезъ самоопыленіе, а F_2 — частью изъ послѣдняго рода особей, составляющихъ большинство [24]) и частью изъ такихъ, которыя при самоопыленіи безплодны.

Вѣроятно, найдутся, нѣкоторыя неподлежащія расщепленію различія между обоими видами, но, согласно моимъ наблюденіямъ, ни въ этомъ случаѣ, ни у другихъ видовъ и родовъ, надъ которыми я экспериментировалъ, какъ, напр., *Dianthus* (гвоздика), *Aquilegia* (водосборъ), *Melandrium* и др., они не играютъ существенной роли.

Такимъ, именно, путемъ, насколько можно судить по современнымъ даннымъ, навѣрное, менделируетъ въ дальнѣйшемъ и гибридъ *Mirabilis Jalapa* × *Mirabilis longiflora*, служившій объектомъ экспериментовъ главнымъ образомъ для Корренса (Correns, 88, S. 312). Весьма интересныя наблюденія, указывающія на крайнюю сложность расщепленія гибридовъ между *Lappa officinalis* и *L. tomentosa* сообщилъ намъ недавно Г. Нильсонъ (H. Nilsson, 262 a). Однако, эти анализы далеко еще не закончены.

До сихъ поръ, однако, при подобныхъ скрещиваніяхъ видовъ ни разу еще не удалось встрѣтить въ F_2 особей, которыя выказали бы полную идентичность съ однимъ изъ родителей.

Теоретически возможно ожидать, что, если послѣдуетъ правильное расщепленіе, то наряду съ очень многими другими комбинаціями признаковъ, будутъ менделировать также и комбинаціи, заключавшіяся въ растеніяхъ P_1. Если же расщеплению подлежатъ очень многіе самостоятельно менделирующіе наслѣдственные факторы, то количество возможныхъ въ F_2 новыхъ комбинацій, конечно, необычайно велико, и только, экспериментируя съ очень обширнымъ матеріаломъ, можно надѣяться найти въ опытѣ всѣ эти возможныя комбинаціи. Предположимъ, что *A. majus* и *A. molle* будутъ различаться другъ отъ друга въ 20 наслѣдственныхъ факторахъ — какое количество будетъ скорѣе ниже, чѣмъ выше дѣйствительнаго — тогда въ F_2 возможно свыше милліона милліоновъ группировокъ гаметъ, причемъ только **одна** изъ нихъ окажется вполнѣ тождественной съ таковой одного изъ родителей. Ничего нѣтъ удивительнаго, что въ подобныхъ генераціяхъ F_2 нельзя будетъ найти у видовыхъ гибридовъ

24) Точный подсчетъ мною до сихъ поръ не произведенъ.

ихъ чистыя исходныя формы. Растенія же очень похожія на одного изъ родителей можно встрѣтить, наоборотъ, очень часто. Такъ, напр., при скрещиваніи желтаго *A. majus* и *A. molle*, я нашелъ въ F_2 растенія, которыя, не зная я ихъ происхожденія, могъ бы, не колеблясь, счесть за чистый *A. majus*.

a b c

Рис. 59. (527, 428, 528). a — Цвѣтокъ *Antirrhinum molle*, b — пелорической расы (ее) *A. majus*, c — гибрида между a и b.

Насколько прочна константность этихъ растеній въ F_3, это уже другой, еще неразрѣшенный вопросъ.

Фактъ, что многіе видовые гибриды проявляютъ въ F_2 ясную „неконстантность“ и что здѣсь возникаютъ всевозможные типы, олицетворяющіе собою различныя комбинаціи признаковъ скре-

щенныхъ видовъ, привлекъ уже раньше къ себѣ вниманіе нѣкоторыхъ ботаниковъ. Довольно интересны въ этомъ отношеніи и для нашего времени опыты со скрещиваніями между *Linaria vulgaris* и *Linaria purpurea*, произведенные въ началѣ 60 годовъ прошлаго столѣтія французскимъ ботаникомъ Ноденомъ (Naudin, 259). Въ своихъ опытахъ Ноденъ (Naudin) очень близко подошелъ къ открытію законовъ расщепленія, но послѣдніе имъ только „предугадывались", такъ какъ для точнаго анализа эти скрещиванія видовъ были черезчуръ сложны.

Рис. 60. (529). Типы цвѣтовъ F_2 гибридовъ, изображенныхъ на **рис. 59.** Около $^1/_4$ всѣхъ растеній F_2 имѣютъ пелорическіе цвѣты.

Въ литературѣ можно встрѣтить очень много указаній относительно того, что скрещиванія между различными видами даютъ приблизительно среднюю генерацію F_1, остающуюся во всѣхъ послѣдующихъ генераціяхъ константной. Такой взглядъ, въ общемъ, безусловно неправильный, базируется лишь на очень неудовлетворительныхъ наблюденіяхъ. Такъ, напр., скрещи-

a

b

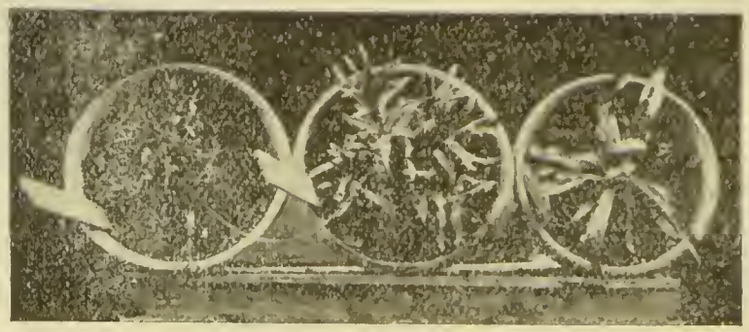
c

Рис. 61. (530—532). *Dianthus Armeria* (a), *D. deltoides* (b) и ихъ гибридъ (c).

ваніе между обоими дикими видами гвоздики: *Dianthus Armeria* и *Dianthus deltoides* должно дать, на основаніи часто цитированныхъ данныхъ Гертнера (Gärtner'a, 140), промежуточный, въ дальнѣйшемъ константный гибридъ. При

выращиваніи небольшого количества индивидовъ — приблизительно 30—40 — въ F_2 можно было бы, пожалуй, придти къ такому заключенію, но, въ дѣйствительности, и здѣсь имѣется вполнѣ правильное расщепленіе.

Рис. 61 изображаетъ оба исходныхъ вида и гибридъ F_1. F_2 этого гибрида, по не опубликованнымъ изслѣдованіямъ Г. Вихлера (G. Wichler'a), состоитъ изъ необозримаго количества различнѣйшихъ комбинацій родительскихъ признаковъ. Форма и окраска цвѣтовъ, характеръ развѣтвленности, уголъ отклоненія



a b c

Рис. 62. (533, 534). Вверху: *Dianthus deltoides* (a), *D. Armeria* (c); *D. Armeria* × *D. deltoides* (b). Внизу: Различные типы F_2 гибрида этихъ видовъ.

боковыхъ вѣтокъ, длина и ширина листьевъ, опушеніе и т. д., — все это расщепляется независимо другъ отъ друга, и даетъ такое большое количество новыхъ комбинацій, что путемъ изоляціи отдѣльныхъ типовъ можно было бы при желаніи получить цѣлыя дюжины видовъ, которые другъ отъ друга отличались бы столь же рѣзко, какъ и цѣлый рядъ дикихъ „хорошихъ" видовъ *Dianthus*. Нѣкоторыя такія молодыя растенія — F_2, сопоставленныя съ P_1 и F_1 въ одинаковомъ возрастѣ, представлены на **рис. 62.**

Правда, огромное большинство могущихъ встрѣтиться въ генераціи F_2 комбинацій очень похоже на растеніе F_1, и если выращивать въ F_2 меньшее количество индивидовъ, то легко

можетъ показаться, что F_2 выглядитъ совершенно такъ же, какъ F_1, т. е., что здѣсь имѣетъ мѣсто константный гибридъ.

Если, однако, проанализировать тѣ опыты, на которыхъ зиждутся всѣ прежнія данныя относительно константности промежуточныхъ гибридовъ, то придется признать, что въ настоящій моментъ почти ни одно изъ нихъ не сохранило своей убѣдительности. При выращиваніи въ F_2 не очень большого количества индивидовъ — приблизительно около 1000 — сужденіе о томъ, будто-бы здѣсь **нѣтъ** расщепленія — недопустимо. Констатированіе въ данномъ случаѣ присутствія процесса расщепленія почти немыслимо, главнымъ образомъ вслѣдствіе того, что количество менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ можетъ быть очень **велико** даже при **очень незначительныхъ** морфологическихъ различіяхъ между скрещенными видами.

Въ виду этого, мы должны отнестись крайне скептически ко всѣмъ указаніямъ относительно сразу же константныхъ, т. е., не расщепляющихся видовыхъ гибридовъ.

Этотъ скептицизмъ находитъ свое подтвержденіе и въ томъ, что нѣкоторые дѣйствительно нерасщепляющіеся гибриды видовъ нашли въ послѣднее время свое неожиданное объясненіе, по которому они являются только кажущимися исключеніями, которыя однако какъ-разъ подтверждаютъ общее правило. Такіе дѣйствительно нерасщепляющіеся гибриды видовъ имѣются, напр., у рода *Hieracium* (ястребинка изъ семейства *Compositae*), который по новымъ изслѣдованіямъ Остенфельда (Ostenfeld, 268—270), Розенберга (Rosenberg, 300, 302) и др., имѣетъ, между прочимъ, довольно своеобразный способъ размноженія. Нѣкоторые виды его образуютъ двоякаго рода яйцеклѣтки, именно, нормальныя съ редуцированнымъ количествомъ хромозомовъ, что бываетъ лишь при присоединеніи къ яйцеклѣткѣ мужского ядра, и другого рода яйцеклѣтки — съ нередуцированнымъ, диплоднымъ количествомъ хромозомовъ, развивающіяся партеногенетично, т. е., безъ оплодотворенія, безъ сліянія съ мужской половой клѣткой.

Отсюда вытекаютъ своеобразныя послѣдствія. Удаляя у подобнаго вида, напр. у *Hieracium Pilosella*, до опыленія всѣ тычинки и рыльца, мы все же получимъ сѣмена, которыя будутъ хорошо произрастать и давать чистое растеніе — *H. Pilosella*. При опыленіи того же самаго вида искусственнымъ путемъ пыльцей иного вида, мы получимъ двоякаго рода сѣянцы: во-первыхъ, чистые *H. Pilosella*, которые, очевидно, произошли отъ партеногенетич-

ныхъ диплодныхъ яйцеклѣтокъ и, во-вторыхъ, гибриды произшедшіе изъ нормальныхъ гаплодныхъ яйцеклѣтокъ.

Эти гибриды, несомнѣнно, въ дальнѣйшемъ вполнѣ константны. Однако, точное изслѣдованіе показало, что они развиваютъ, вообще, только партеногенетичныя, диплодныя, способныя къ размноженію яйцеклѣтки. Исключительно этимъ путемъ они и размножаются. Ничего нѣтъ удивительнаго, что здѣсь мы не будемъ наблюдать дальше расщепленія по законамъ Менделя, такъ какъ, согласно нашимъ познаніямъ, расщепленіе имѣетъ мѣсто лишь при редукціонномъ дѣленіи ядра яйцеклѣтки. Гибридъ *Hieracium* представляетъ собой до извѣстной степени особый случай вегетативнаго размноженія, а при вегетативномъ размноженіи всѣ, обычно, расщепляющіеся гибриды остаются константными. Самые сложные гетерозиготныя особи *Antirrhinum*, *Pelargonium* и др. можно размножать съ помощью черенковъ въ массовомъ количествѣ, не получая при этомъ ни разу расщепленія [25]).

Подобное отрицаніе присутствія расщепленія и признаніе особыхъ способовъ наслѣдственности отмѣчено не только у гибридовъ *Hieracium*, но и у другихъ видовыхъ гибридовъ. Строгій скептицизмъ слѣдуетъ признать и здѣсь вполнѣ умѣстнымъ. Это не должно служить укоромъ по адресу авторовъ, правильность наблюденій которыхъ внѣ всякихъ сомнѣній. Главный вопросъ, вызывающій сомнѣніе, заключается въ томъ, не появятся ли эти „нерасщепляющіеся“ гибриды въ совершенно иномъ свѣтѣ, если примѣнить къ нимъ болѣе строгій анализъ, увеличивъ при этомъ экспериментируемый матеріалъ.

Для того, чтобы нарисовать картину разнообразія наслѣдственныхъ соотношеній у такихъ видовыхъ гибридовъ. я приведу вкратцѣ нѣкоторые факты. Можно различить цѣлый рядъ различныхъ типовъ, какъ, напр.:

Типъ 1. Видъ A и видъ B даютъ въ обоихъ взаимныхъ скрещиваніяхъ форму C, занимающую приблизительно среднее

---

25) Въ литературѣ часто можно найти указанія на случаи вегетативнаго расщепленія менделирующихъ гибридовъ. но лично я не могу привести ни одного вполнѣ **надежнаго** примѣра. Цитируемый довольно часто по де-Фризу (de-Vries. 395) примѣръ, что синій гибридъ синей и бѣлой *Veronica* даетъ вполнѣ чистую бѣлую вѣтку, представляетъ собою, гораздо вѣроятнѣе, просто минусъ-мутацію, появляющуюся лишь случайно въ какомъ-нибудь гибридѣ. Несмотря на широкіе масштабы культуръ съ различными растеніями, мнѣ **ни разу** не приходилось наблюдать случая вегетативнаго менделированія какого-нибудь гибрида!

мѣсто между родительскими формами. Эта форма C остается константной при дальнѣйшемъ размноженіи и никогда не расщепляется.

Въ рамки этой схемы долженъ укладываться также гибридъ двухъ видовъ гвоздики: *Dianthus barbatus* и *D. superbus*. Такую же константность указываютъ данныя болѣе устарѣлой литературы и относительно гибрида *Dianthus Armeria* × *D. deltoides*, который, однако, на основаніи вышесказаннаго, въ дѣйствительности расщепляется. Въ моемъ распоряженіи не имѣется ни одного примѣра, который бы я рѣшился отнести, не колеблясь, къ этому типу.

Типъ 2. Самка вида A, скрещенная съ самцомъ вида B, даетъ форму C, которая приблизительно промежуточна между A и B, а обратное скрещиваніе самки вида B съ самцомъ вида A даетъ другую промежуточную форму—D. Потомство C и D представляетъ собой третью форму E. Послѣдняя остается въ дальнѣйшемъ константной. Такой случай описанъ у гибрида *Malva* Гедлюндомъ (Hedlund, 170).

Типъ 3. Самка вида A, скрещенная съ самцомъ вида B, даетъ форму C, обратное же скрещиваніе приводитъ къ ясно различающейся формѣ D. Эти оба типа C и D обнаруживаютъ въ дальнѣйшемъ полную константность. Путемъ взаимныхъ скрещиваній видовъ A и B мы получаемъ сразу же два новыхъ вида: C и D, которые впослѣдствіи остаются константными. Таково положеніе вещей, по даннымъ де-Фриза (de-Vries, 395), у *Oenothera biennis* и *Oe. muricata*[26]).

Типъ 4. Самка вида A, скрещенная съ самцомъ вида B, даетъ двѣ ясно отличающіяся формы C и D; къ такимъ же точно результатамъ приводитъ и обратное скрещиваніе. Обѣ новыя формы впослѣдствіи константны. Такой случай описывается де-Фризомъ (de-Vries, 398) при скрещиваніи *Oenothera Lamarckiana* съ *Oe. strigosa*.

Можно привести еще нѣсколько подобныхъ примѣровъ; цѣлый рядъ другихъ типовъ наблюдается въ особенности при скрещиваніяхъ видовъ *Oenothera* [описаны де-Фризомъ (de-Vries, 398, 400—402)]. Всѣ эти явленія пока еще не понятны, и для признанія ихъ вполнѣ надежными и достовѣрными слѣ-

26) F_2, по моимъ (не опубликованнымъ) наблюденіямъ, здѣсь неоднородно, но это замѣтно лишь въ случаѣ выращиванія F_2 въ очень крупномъ количествѣ индивидовъ. Испытуемыя мною *Oe. biennis* и *Oe. muricata* происходятъ отъ дикихъ растеній изъ окрестностей Берлина.

дуетъ, какъ выше уже было сказано, расширить, если не во всѣхъ, то, по крайней мѣрѣ, во многихъ опытахъ экспериментируемый матеріалъ.

Кругъ нашихъ свѣдѣній относительно гибридовъ между видами растеній, однако, превосходитъ собою таковой относительно животныхъ. Правда, и въ этомъ случаѣ наблюдались, хотя-бы и случайно, многочисленные гибриды видовъ, и даже воспроизводились искусственно, анализъ же F_2, хотя-бы до извѣстной степени удовлетворяющій требованіямъ науки, не только не былъ выполненъ окончательно, но даже вовсе не служилъ задачей опытовъ.

Сводку и объединеніе очень многихъ данныхъ о видовыхъ гибридахъ у животныхъ мы находимъ у Аккермана (Ackermann, 1). Аналогичную сводку чужихъ и собственныхъ наблюденій надъ гибридами растительныхъ видовъ далъ Фокке (Focke, 136). Кромѣ того, можно упомянуть все еще заслуживающую вниманія книгу Гертнера (Gärtner, 140). Главная цѣнность вышеприведенныхъ книгъ заключается въ томъ, что онѣ побуждаютъ насъ къ постановкѣ систематическихъ опытовъ и даютъ цѣнныя указанія относительно объектовъ, наиболѣе пригодныхъ для экспериментовъ.

Предположеніе, что всѣ пока еще не выясненныя нами явленія, которыя наблюдаются у видовыхъ гибридовъ, покоятся лишь исключительно на болѣе или менѣе сложныхъ расщепленіяхъ, едва-ли вѣроятно. По всей вѣроятности, въ дальнѣйшемъ выяснится, что часть различій между видами наслѣдуется инымъ способомъ, но какъ и по какимъ законамъ — это покажутъ лишь болѣе подробныя изслѣдованія въ будущемъ. Вообще, вся область видовыхъ гибридовъ еще очень мало изслѣдована съ новѣйшихъ точекъ зрѣнія. Здѣсь также мы имѣемъ поприще, которое привлечетъ къ себѣ въ скоромъ времени много изслѣдователей.

Анализъ видовыхъ гибридовъ, помимо указанныхъ уже затрудненій, встрѣчаетъ на своемъ пути часто непреодолимую преграду въ малой плодовитости такихъ гибридовъ и въ возможности полученія самихъ гибридовъ.

Видовые гибриды встрѣчаются въ природѣ далеко не часто даже между видами, легко скрещивающимися искусственнымъ путемъ. Это объясняется различными причинами, изъ которыхъ назовемъ лишь нѣкоторыя. У бабочекъ, напр., самцы разыски-

ваютъ самокъ по специфическому ихъ запаху, причемъ, очевидно запахъ, издаваемый самками даже близко родственныхъ видовъ — очень различенъ. Самцы одного вида, слѣдовательно, обычно, не находятъ самокъ другого вида, иногда даже наоборотъ, запахъ страшитъ и отталкиваетъ ихъ, хотя, какъ показываютъ опыты, все-же совокупленіе между такими видами бабочекъ не только возможно, но и даетъ потомство. Прекрасные примѣры въ этомъ отношеніи даетъ намъ Штандфусъ (Standfuss, 343). Подобныя явленія инстинктивнаго полового влеченія и отталкиванія наблюдаются и у млекопитающихъ. Слѣдуетъ замѣтить однако при этомъ, что искусственно инъекцируя сперму самкѣ, можно получить гибриды и между животными, естественно никогда не совокупляющимися, напр., между мышами и крысами (Iwanoff, 194). Иногда копуляціонные органы устроены у различныхъ видовъ такъ, что копуляція между ними невозможна, напр., у жуковъ. Точно также различное время цвѣтенія у растеній — одинъ видъ цвѣтетъ днемъ, другой ночью, одинъ въ апрѣлѣ, другой въ іюлѣ и т. д. — является причиною того, что найти естественный гибридъ между ними, разумѣется, невозможно. Если при этомъ даже искусственно и удается произвести скрещиваніе, то ввиду частой безплодности, имѣющей мѣсто при гибридизаціи, это еще не значитъ получить гибридъ. Разумѣется, нельзя при этомъ преждевременно складывать оружіе: иногда возможны неожиданные результаты, но съ трудностями при этомъ надо считаться. Такъ, мнѣ самому только однажды удалось получить гибридъ между *Antirrhinum majus* и *Antirrhinum siculum*, хотя для этого пришлось произвести около 100 скрещиваній.

Какія причины обусловливаютъ столь частую невозможность даже искусственнаго скрещиванія видовъ — мы не знаемъ; часто, вѣроятно, здѣсь играютъ роль какія-нибудь мелкія отличія, которыя затрудняютъ сліяніе половыхъ клѣтокъ, быть-можетъ, какія-нибудь химическія явленія, затрудняющія внѣдреніе сперматозоида въ оболочку яйца, или препятствующія пыльцевой трубкѣ находить путь къ яйцеклѣткѣ. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, вѣроятно, сліяніе половыхъ клѣтокъ и достигается, но зародышъ умираетъ въ очень юной стадіи. Полагаю, что именно такое явленіе наблюдается при многихъ безуспѣшныхъ опытахъ съ различными видами гвоздики. Болѣе точныя данныя для рѣшенія этого вопроса могли бы дать лишь болѣе детальныя изслѣдованія цитологическаго характера, но въ этомъ направленіи, насколько я знаю, пока ничего еще не сдѣлано.

Общее правило относительно видовыхъ гибридовъ таково.

1. Виды, близкіе другъ къ другу морфологически, т. е., „близко родственные виды“ систематиковъ, въ большинствѣ случаевъ могутъ легко скрещиваться.

2. Виды-же, стоящіе въ различныхъ секціяхъ рода, а тѣмъ болѣе принадлежащіе различнымъ родамъ, въ большинствѣ случаевъ не могутъ скрещиваться. Скрещиваніе видовъ различныхъ семействъ — лишь очень рѣдкое исключеніе. Изъ этого правила, однако, имѣются многочисленныя исключенія.

Прежде всего извѣстны многіе роды, которые легко даютъ гибриды. У растеній изъ сем. орхидныхъ многіе роды даютъ свободно гибриды. У животныхъ то-же можно сказать о фазанахъ и уткахъ; съ другой стороны, какъ у растеній, такъ и у

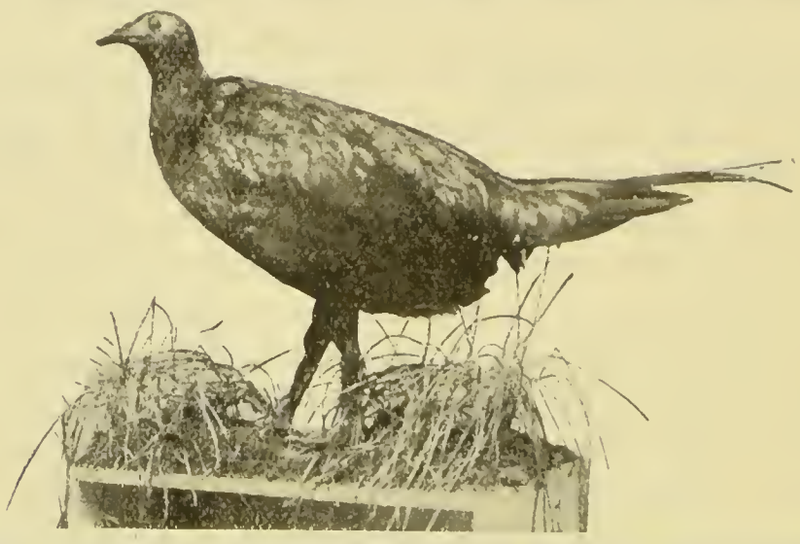


Рис. 63. (535). Гибридъ домашней курицы и фазана: *Gallus gallus* ♀ × *Phasianus colchicus* ♂. По Поллю (Poll).

животныхъ, извѣстны виды одной и той же секціи, которые не даютъ гибридовъ.

Кромѣ того, нерѣдко видовые гибриды даютъ нежизнеспособное потомство, или не вполнѣ развитое, что объясняется недостаточно гармоничнымъ сочетаніемъ гетерогенныхъ признаковъ. Такъ, я получалъ гибриды нѣкоторыхъ видовъ *Abutilon* (*Malvaceae*), напр., *Abutilon striatum* × *A. arboreum*, потомство которыхъ представляло собою странныя сморщенныя, медленно растущія растенія съ своеобразно скрученными, несимметричными листьями.

Впрочемъ, нельзя сказать, чтобы это было частымъ, а тѣмъ болѣе обычнымъ явленіемъ. Обыкновенно, если гибридъ даетъ потомство, то жизнеспособность послѣдняго по меньшей мѣрѣ такова-же, какъ и жизнеспособность родителей, даже нерѣдко та-

кое потомство бываетъ чрезвычайно сильнымъ и устойчивымъ противъ всякихъ вредныхъ вліяній. Что касается способности къ половому размноженію, то послѣдняя у видовыхъ гибридовъ очень часто отсутствуетъ, они не производятъ нормальныхъ половыхъ клѣтокъ и являются вполнѣ или отчасти безплодными. Это явленіе давно уже извѣстно; вспомнимъ, хотя бы помѣсь осла и лошади, но причина этого явленія и теперь еще мало понятна. Прежде всего наблюдается извѣстное отношеніе между безплодностью гибрида и степенью родства скрещенныхъ видовъ. Близко родственные виды даютъ, въ общемъ, плодовитыя помѣси: виды, далекіе другъ другу, даютъ помѣси отчасти или вполнѣ безплодныя. Цитологическія изслѣдованія безплодныхъ гибридовъ также мало освѣщаютъ вопросъ и не даютъ никакихъ данныхъ для заключеній. Найдено, что въ различныхъ случаяхъ въ совершенно различныхъ стадіяхъ развитія половыхъ клѣтокъ наступаютъ извѣстные разрушительные процессы. Процессы эти, вопреки теоретически естественнымъ ожиданіямъ, не всегда совпадаютъ съ редукціонной стадіей развитія генеративной клѣтки (Tischler, 364—367). Относительно животныхъ Полемъ (Poll, 276—279) установлена ясно бросающаяся въ глаза связь систематическаго „родства“ исходныхъ формъ съ моментами наступленія разрушительныхъ процессовъ въ генеративныхъ клѣткахъ: чѣмъ дальше генетически отстоятъ другъ отъ друга родители помѣси, тѣмъ раньше въ генезисѣ генеративныхъ клѣтокъ наступаетъ разрушительный процессъ. Обсужденіе этого чисто цитологическаго явленія увело-бы насъ однако слишкомъ далеко въ сторону.

Степень безплодности у обоихъ половъ часто не одинакова. Такъ, гибридъ между *Antirrhinum siculum* и *A. majus* имѣетъ совершенно безплодныя яйцеклѣтки, но вполнѣ нормальныя пыльцевыя клѣтки, такъ что пыльцой этой помѣси можно оплодотворить *A. majus*, причемъ оказывается, что гибридъ расщепляется сложно.

У Штандфуса (Standfuss, 340, 341, 344, 346) можно найти подобныя данныя относительно видовыхъ гибридовъ у бабочекъ. Встрѣчается и обратное явленіе, т. е., безплодность только мужскихъ генеративныхъ клѣтокъ; но особенно часта частичная безплодность, какъ мужскихъ, такъ и женскихъ клѣтокъ, т. ч. потомство отъ гибрида получается, но въ ограниченномъ количествѣ. Въ чемъ здѣсь дѣло, повторяю, мы еще не знаемъ.

Вегетативно эти безплодныя помѣси часто необычайно сильны и пышны, по размѣрамъ онѣ нерѣдко значительно пре-

восходятъ родителей, такъ что въ этомъ отношеніи не можетъ быть и рѣчи о какихъ-либо нарушающихъ развитіе процессахъ, или объ уродствахъ. На **табл. LXXXI** изображены для примѣра нѣкоторыя изъ такихъ безплодныхъ помѣсей. У животныхъ также очень часто встрѣчаются безплодныя помѣси, представляющія собою физически сильныя и вполнѣ здоровыя особи.

Рис. 64. (536—538). a) Фазанъ (самецъ) *(Phasianus torquatus).* b) Самецъ-гибридъ между *Phasianus torquatus* (самка) и серебристымъ фазаномъ (самецъ). c) Серебристый фазанъ *Gennaeus nycthemerus.* По фотогр. проф. Г. П о л л а (H. Poll).

Далѣе, помѣси между систематически далекими животными, напр., между фазаномъ и домашними курами, вполнѣ здоровы и физически (ср. **рис. 63**). Физически вполнѣ нормальныя и здоровыя, но безплодныя помѣси изображены на **рис. 64—66.** Ве-

1

2

3

4

5

6

Безплодныя гибриды (рис. 418).

1. Nicotiana Tabacum
2. Nicotiana Tabacum × silvestris
3. Nicotiana silvestris
4. Digitalis purpurea
5. Digitalis purpurea × lutea
6. Digitalis lutea

гетативно растительные гибриды легко можно размножать различными способами и этимъ путемъ они часто размножаются произвольно. При этомъ иногда наблюдается, что безплодный вначалѣ гибридъ послѣ дѣлается плодоспособнымъ. Такой случай наблюдалъ, напр., Ветштейнъ (Wettstein, 408) у *Sempervivum*.

Рис. 65. (539—541). a) Золотистый фазанъ (*Chrysolophus pictus*). b) Самецъ, помѣсь между охотничьимъ фазаномъ (самкой) и золотистымъ фазаномъ. c) Охотничій фазанъ (самецъ) (*Phasianus colchicus*). По фотогр. проф. Г. Полла (H. Poll).

Рис. 66. (542). Помѣсь (самецъ) между золотистымъ фазаномъ (самка) и серебристымъ фазаномъ (самецъ) (сравн. **Рис. 64** с и **65** a). По фотогр. проф. Г. Полла (H. Poll).

Было бы нецѣлесообразно углубляться далѣе въ очень мало еще изученную область явленій, связанныхъ съ видовыми гибридами. Я могъ бы, конечно, сообщить еще много фактовъ,

но ясной связи между ними, установленія какой-либо закономѣрности явленій, пока еще не имѣется, хотя царившая здѣсь до сихъ поръ тьма уже начинаетъ значительно проясняться. Богатый матеріалъ изъ старой литературы, касающейся этой области, можно найти у Фокке (Focke, 136) и Аккермана (Ackermann, 1).

Я долженъ, однако, остановиться все-же еще на нѣкоторыхъ особенностяхъ, которыя могутъ встрѣтиться при изученіи видовыхъ гибридовъ и представить значительныя затрудненія для изслѣдователя. Обратимся для этого къ одному изъ конкретныхъ примѣровъ.

Линдфорсъ (Lidforss, 218—219) занимался скрещиваніемъ различныхъ видовъ *Rubus;* напр., *R. nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb. былъ тщательно кастрированъ имъ и опыленъ пыльцею *R. caesius* L.

Въ результатѣ получилось потомство изъ 7 особей, изъ которыхъ 3 были типичной *R. nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb., т. е., вовсе не являлись гибридами, а 4 представляли типичную помѣсь между скрещенными видами.

Такой результатъ наводитъ на мысль, что кастрація, вѣроятно, не была полной, и что, поэтому, потомство получилось смѣшанное; однако, такое предположеніе, зная условія опыта, допустить нельзя. Для контроля опыта Линдфорсъ только кастрировалъ многіе цвѣты и не опылялъ ихъ пыльцею другого вида. Изъ этихъ цвѣтовъ ни одинъ не далъ зачатка плода, тогда какъ всѣ кастрированные и оплодотворенные пыльцею другого вида цвѣты дали богатое потомство, которое всегда состояло изъ особей гибриднаго типа и чисто материнскаго.

Гибриды вели себя и въ F_2, какъ типичные гибриды, распадаясь на массу новыхъ комбинацій, тогда какъ материнскій типъ и далѣе оставался вполнѣ константнымъ. Спрашивается, какимъ образомъ при этомъ скрещиваніи появляются особи материнскаго типа? Конечно, прежде всего приходитъ въ голову извѣстный уже намъ случай съ *Hieracium* (стр. 249), гдѣ имѣются двѣ категоріи генеративныхъ клѣтокъ, изъ коихъ одна подвержена партеногенію; однако примѣнить это объясненіе здѣсь затруднительно, такъ какъ кастрированные и неопыленные цвѣты вовсе не даютъ сѣмянъ. Для объясненія явленія намъ необходимо припомнить тѣ случаи партеногенеза, гдѣ для осуществленія послѣдняго требуется раздраженіе рыльца пыльцею, гдѣ требуется какъ бы только видимость опыленія. Это явленіе называютъ псевдогаміей. Терминъ этотъ предложенъ Фокке

(Focke, 136). Весьма вѣроятно, что у видовъ *Rubus nemoralis* и у другихъ видовъ *Rubus*, давшихъ при скрещиваніи аналогичные результаты, какъ-разъ и наблюдаются два параллельныхъ процесса, т. е., гибридизація и псевдогамія. Детальное цитологическое изученіе видовъ *Rubus* въ этомъ отношеніи еще не произведено.

Подобное явленіе замѣчено и у другихъ родовъ; напр., у *Fragaria vesca* это извѣстно уже давно, но въ послѣднее времяопыты въ данномъ направленіи не производились (Solms-Laubach, 328).

Можно полагать, что это явленіе встрѣчается чаще, чѣмъ думаютъ, но безъ тщательнаго гибридологическаго анализа оно остается незамѣченнымъ. Садовники часто указываютъ, напр., что у орхидныхъ, при скрещиваніи извѣстныхъ родовъ, получается только материнское потомство. Часть этихъ данныхъ несомнѣнно вѣрна. Такъ, напр., при опыленіи *Zygopetalum Mackayi* пыльцею *Odontoglossum* или одного изъ видовъ *Oncidium*, получается чисто материнское потомство (Hurst, 174).

Явленіе, когда гибридъ даетъ потомство только по одной родительской линіи, какъ въ данномъ случаѣ по материнской, называютъ монолепсіей (monolepsis) — терминъ, я полагаю, совершенно излишній. У животныхъ также наблюдается псевдогамія. Пржибрамъ (Przibram, 164) вызвалъ, напр., разрѣшеніе „псевдогаміи“, или псевдогамное развитіе яицъ, у *Sphodromantis bioculata* тѣмъ, что ввелъ имъ сперматофоръ другого вида, *Mantis religiosa*. Аналогичное явленіе наблюдается, вѣроятно, и въ другихъ случаяхъ гибридизаціи различныхъ родовъ животныхъ; такъ, напр., именно это явленіе мы наблюдаемъ при оплодотвореніи яицъ морского ежа *(Echinus)* спермой *Mytilus*. Морскіе ежи, размножающіеся нормально лишь при оплодотвореніи спермой того-же вида, искусственно могутъ вполнѣ нормально развиваться изъ яицъ партеногенетически, причемъ партеногенезъ осуществляется не только раздраженіемъ спермы другого вида, но даже и химическими реагентами. Очевидно, что и въ спермѣ *Mytilus* имѣются тѣ химическіе раздражители, которые способны вызвать разрѣшеніе явленія — партеногенезъ. Полового акта въ собственномъ смыслѣ при оплодотвореніи яйцеклѣтки морского ежа спермой *Mytilus*, конечно, нѣтъ а имѣется лишь извѣстное химическое раздраженіе.

Чисто материнскіе „псевдо-гибриды“ у морскихъ ежей очень часты, даже при скрещиваніяхъ видовъ сравнительно близкихъ. Такъ Гагедорнъ (Hagedoorn, 164) при обоихъ взаимныхъ скрещиваніяхъ двухъ видовъ морскихъ ежей: *Strongylocentrotus purpuratus* и *S. franciscanus* получилъ только материнскія личинки,

также какъ и отъ скрещиванія *S. purpuratus* съ *Asterias ochracea*. Яйца *Strongylocentrotus* могутъ развиваться партеногенетически подъ вліяніемъ различныхъ раздраженій, такъ что вопросъ, имѣетъ-ли мѣсто половой актъ въ собственномъ смыслѣ у такихъ гибридовъ — остается неяснымъ. Съ другой стороны извѣстны случаи, когда микроскопически несомнѣнно установлена наличность полового акта (сліяніе половыхъ ядеръ), и тѣмъ не менѣе гибридъ носитъ только чисто материнскій характеръ (Godlewski, 148—149). Въ чемъ здѣсь дѣло — не извѣстно. Возможно, что и здѣсь мы имѣемъ особый видъ псевдогаміи, когда ядро спермы проникаетъ въ ядро яйцеклѣтки, но затѣмъ элиминируется. Что подобные случаи возможны — показываютъ классическія изслѣдованія Гербста (Herbst, 173), о которыхъ мы кратко лишь упомянемъ. Этотъ изслѣдователь раздражалъ яйца одного изъ видовъ морскихъ ежей, *Sphaerechinus*, посредствомъ различныхъ химическихъ реагентовъ (напр. валеріановой кислотой) и этимъ давалъ толчекъ къ развитію яйца, затѣмъ оплодотворялъ то-же самое яйцо сперматозоидомъ вида изъ рода *Strongylocentrotus*. Оплодотвореніе при этомъ слѣдовало сначала вполнѣ нормально, но такъ какъ оно было произведено не во-время, именно въ той стадіи, когда подъ вліяніемъ химическаго раздраженія, разрѣшающаго партеногенезъ, яйцеклѣтка находилась уже въ первой фазѣ дѣленія, то сліяніе ядеръ нормальнымъ путемъ не могло состояться, гармонія явленія была нарушена: мужское ядро могло слиться, напр., только съ однимъ дочернимъ ядромъ материнской клѣтки, вслѣдствіе чего развившіяся затѣмъ личинки должны были имѣть оригинальную форму, именно съ одной стороны, гдѣ клѣтки развились изъ той дочерней клѣтки, которая не подверглась оплодотворенію, они носятъ чисто материнскій характеръ, съ другой стороны, гдѣ клѣтки развились изъ оплодотворенной дочерней клѣтки, гибридный характеръ. Вообще, при появленіи „материнскихъ гибридовъ", партеногенезъ такъ или иначе всегда играетъ извѣстную роль въ развитіи яицъ.

Вполнѣ выяснено явленіе партеногенеза только у *Hieracium*. Всѣ другіе случаи, особенно явленія только что названнаго типа у животныхъ, далеко еще не ясны и крайне трудны для изслѣдованія, такъ какъ экспериментируемыя животныя — морскіе ежи — почти никогда въ культурѣ не выживаютъ далѣе стадіи личинки, погибаютъ очень рано, такъ что анализъ слѣдующихъ генерацій, — что только и можетъ привести насъ къ полному выясненію явленія, — до сихъ поръ не могъ быть произведенъ.

Лекція XIII.

Прививочные гибриды. — Ксеніи.

Всѣ разсмотрѣнные нами до сихъ поръ гибриды обязаны своимъ происхожденіемъ соединенію двухъ половыхъ клѣтокъ. Васъ можетъ быть, удивляетъ, что я, вообще, указываю на это; но вѣдь нельзя съ увѣренностью отрицать возможность образованія гибридовъ и какимъ-нибудь другимъ способомъ. На эту тему имѣется обширная литература, и споръ о томъ, не образуются ли гибриды черезъ соединеніе 2-хъ вегетативныхъ клѣтокъ и не передаются ли признаки одного вида къ другому посредствомъ прививки, еще не вполнѣ законченъ. Данныя о вегетативной передачѣ признаковъ путемъ прививки и объ образованіи гибридовъ этимъ путемъ имѣются въ литературѣ въ большомъ количествѣ.

Подъ понятіемъ прививочной гибридизаціи смѣшаны 3 совершенно разныя вещи: во-первыхъ, явленіе, при которомъ изъ сростанія зонъ подвоя и привоя появляются придаточные побѣги, обнаруживающіе въ нѣкоторыхъ отношеніяхъ сходство съ гибридомъ двухъ привитыхъ другъ къ другу видовъ. Извѣстнѣйшимъ примѣромъ для иллюстраціи явленія этого рода является *Cytisus Adami*. Такіе прививочные гибриды мы будемъ называть въ дальнѣйшемъ „прививочными гибридами въ узкомъ смыслѣ“.

Во-вторыхъ, неясный терминъ „вегетативная гибридизація“ примѣняли также къ обозначенію часто очень рельефно выраженнаго формативнаго вліянія, которое иногда оказываютъ другъ на друга привитыя растенія. Въ настоящее время однако общеизвѣстно, что это формативное вліяніе на самомъ дѣлѣ только опредѣленный видъ модификаціи питанія, ни въ коемъ случаѣ не измѣняющей наслѣдственныхъ свойствъ видоизмѣненнаго привоя и не имѣющей съ гибридизаціей ничего общаго.

Третью группу причисляемыхъ сюда явленій представляетъ передача опредѣленной категоріи пестролистости, что теперь, обыкновенно, называютъ инфекціоннымъ хлорозомъ.

Этими 3-мя группами явленій мы сейчасъ и займемся.

a b c

Рис. 67. (549—551). *Laburnum vulgare* (a). *Cytisus purpureus* (c) и *Laburnum Adami* (b). *Laburnum vulg.* имѣетъ желтые цвѣты, *Cyt. purp.* — красные. Окраска цвѣтовъ *Lab. Adami* грязновато-красная. (Ср. табл. LXXXIII, фиг. 1—3).

1. Прививочные гибриды въ узкомъ смыслѣ. Древнѣйшій, наиболѣе изслѣдованный прививочный гибридъ этого типа представляетъ собою указанный уже выше — *Cytisus Adami*. Онъ возникъ въ 1829 г. Садовникъ Адамъ привилъ почки *Cytisus purpureus* **(рис. 67 c)** къ стволу *Laburnum vulgare* **(рис. 67 a).** Такая операція практикуется очень часто въ виду того, что *Cytisus purpureus* не образуетъ ствола, пред-

ставляя собою низкій стелящійся по землѣ кустарникъ. Привитый же къ стволу *Laburnum vulgare* онъ растетъ вполнѣ успѣшно, пожалуй, даже лучше, чѣмъ на собственныхъ корняхъ. Такимъ образомъ, можно легко получить „высокоствольный“ *Cytisus purpureus*.

Одинъ изъ привитыхъ Адамомъ глазковъ *C. purpureus* не далъ нормальнаго побѣга, какъ это происходило раньше и много разъ впослѣдствіи, но образовалъ вѣтку, похожую на ту,

Рис. 68. (552). Вѣтка *Crataegomespilus Asnieresii* съ образовавшейся на ней чистой вѣткой *Crataegus*.

какую можно было ожидать отъ гибрида между *Laburnum vulgare* и *Cytisus purpureus* **(рис. 67 b и табл. LXXXII, фиг. 2).** Этотъ-то, очевидно, вегетативно происшедшій гибридъ былъ подвергнутъ размноженію черезъ прививку глазками, такъ что теперь *„Laburnum Adami“* можно встрѣтить въ каждомъ ботаническомъ саду. При этомъ онъ имѣетъ еще то своеобразное свойство, что довольно часто расщепляется вегетативно, причемъ возвращается къ исходному типу, т. е., на немъ появляются совершенно нормальныя вѣтки *Laburnum vulgare* и такія же *Cyt. purpureus*. Такое расщепленіе можетъ произойти также и въ

предѣлахъ листа или цвѣтка, такъ что цвѣтокъ *Laburnum vulgare* можетъ быть наполовину *L. vulgare* и наполовину *Cytisus Adami* и т. д. (срв. напр. Beijerinck, 24).

Цвѣты *Cyt. Adami* почти безъ исключенія безплодны; изъ нихъ до сихъ поръ удалось получить очень мало сѣмянъ и эти послѣднія дали только чистые экземпляры *Laburnum vulgare*.

Аналогичные *Cytisus Adami* прививочные гибриды имѣются также между жасминомъ и боярышникомъ: *Mespilus germanica* и *Crataegus monogyna*. Способъ ихъ образованія не вполнѣ

Рис. 69. (553). Растеніе *Solanum lycopersicum* (томатъ) съ привитой къ нему вѣткой *S. Melongena* (баклажанъ). *S. lycopersicum* имѣетъ перистые листья, *S. Melongena* — нераздѣльные. (По экспериментируемому растенію W. Heuer'a).

извѣстенъ, но вся исторія этихъ прививочныхъ гибридовъ: *Crataegomespilus Dardari* и *Crataegomespilus Asnieresii* вполнѣ тождественна съ *Cyt. Adami*. — *Crataegomespilus Asnieresii* со своими родителями изображенъ на **табл. LXXXII.**

Рис. 68 изображаетъ вѣтку *Crataegomespilus Asnieresii*, на которой образовался чистый побѣгъ *Crataegus*. Очень долго сомнѣвались въ томъ, что эти прививочные гибриды дѣйствительно представляютъ собою такіе гибриды *Cytisus Adami*. Думали, что садовникъ Адамъ, можетъ быть, безсознательно привилъ не чистый глазокъ *C. purpureus*, но глазокъ обыкновеннаго (полового)

гибрида между *Laburnum vulgare* и *Cyt. purpureus*. Это предположеніе однако ничѣмъ не обосновано, такъ какъ между названными видами совершенно не встрѣчаются половые гибриды. Вопреки многочисленнымъ попыткамъ, до сихъ поръ не удалось скрестить ни разу эти оба вида сексуальнымъ путемъ. Всѣ сомнѣнія, что вегетативнымъ путемъ могутъ возникать такіе, весьма похожіе на гибриды организмы, какъ *Cytisus Adami*, были разсѣяны нѣсколько лѣтъ тому назадъ Винклеромъ (Winkler, 417—421). Вегетативнымъ путемъ и съ совершенно другими растеніями (томатъ, *Solanum lycopersicum*, паслёнъ, *S. nigrum)* ему удалось получить на мѣстахъ прививки придаточные побѣги растеній,

Рис. 70. (554). Прививочный гибридъ изъ мѣста надрѣза, произведеннаго черезъ зону срастанія прививки. (Экспериментируемое растеніе W. Heuer'a).

которые во всѣхъ указанныхъ выше отношеніяхъ соотвѣтствовали *Cytisus Adami* и *Crataegomespili*. Порядокъ опытовъ Винклера былъ слѣдующій. Къ томату привили побѣгъ паслёна (какъ на **рис. 69**). Послѣ того какъ послѣдовало срастаніе, произвели поперекъ мѣста прививки соотвѣтствующій надрѣзъ. Вокругъ его образовалось разбуханіе ткани, *Callus*, изъ котораго дифференцировались новые вегетаціонные пункты **(рис. 70).** Наибольшее количество полученныхъ изъ вегетаціонныхъ пунктовъ побѣговъ были или чистые томаты, или чистые паслёны, смотря потому, происходили ли они изъ ткани томата, или изъ ткани паслёна. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ Винклеръ получилъ въ мѣстахъ срастанія побѣги, обнаруживающіе особую двойственную натуру: отчасти томата, отчасти паслёна. Эти побѣги,

очевидно, имѣли вегетаціонный пунктъ, состоявшій съ одной стороны изъ клѣтокъ *Solanum lycopersicum*, съ другой — изъ клѣтокъ *S. nigrum*. Они вполнѣ аналогичны образованіямъ у пеларгоніи, которыя намъ извѣстны изъ X лекціи. Для этихъ растеній, вегетаціонный пунктъ которыхъ состоитъ изъ клѣтокъ различнаго рода, Винклеръ предложилъ теперь уже общепринятый терминъ химеръ.

Кромѣ такихъ химеръ, Винклеръ получилъ много побѣговъ, которые представляли изъ себя ясно выраженныя промежуточныя формы между томатомъ и паслёномъ. Въ общемъ

a b c

Рис. 71. (555). Листья: a = *S. lycopersicum*; c = *S. nigrum*; b = прививочнаго гибрида между томатомъ и паслёномъ, *S. Koelreuterianum*. (Экспериментируемыя растенія W. Heuer'a).

проявились 5 формъ, при этомъ всѣ онѣ обнаружили своеобразныя, другъ отъ друга отличающіяся комбинаціи признаковъ исходнаго вида **(рис. 71).** Первый, полученный экспериментальнымъ путемъ подобный гибридъ былъ описанъ Винклеромъ, какъ *S. tubingense*, послѣдующіе какъ *S. Koelreuterianum*, *S. Gaertnerianum* и т. д.

Такимъ образомъ, старый спорный вопросъ, могутъ ли произойти посредствомъ прививки подобныя гибридамъ промежуточныя образованія между привитыми видами, былъ разрѣшенъ, благодаря опытамъ Винклера, въ положительномъ смыслѣ. Нерѣшеннымъ однако оставался вопросъ, какимъ именно образомъ получаются подобные гибриды.

При объясненіи этого явленія, естественнѣе всего было бы предположить, что двѣ смежныя вегетативныя клѣтки сливаются другъ съ другомъ и даютъ, такимъ образомъ, гибридную клѣтку, изъ которой впослѣдствіи развивается прививочный гибридъ. Но это предположеніе неправильно.

Ключъ къ разгадкѣ прививочныхъ гибридовъ дали разсмотрѣнныя нами довольно подробно въ X лекціи химеры *Pelargonium*'а, а также новые прививочные гибриды Винклера, воспроизведенные имъ въ 1909 году. Мы уже знаемъ, что у *Pelargonium*'а между бѣлой и зеленой родями встрѣчаются химеры (**рис. 40 b** и **42**). Если долгое время наблюдать такія „секторіальныя химеры“ съ

Рис. 72. (556). Схематическій продольный разрѣзъ периклинальной химеры *Pelargonium*'а; 2 наружныхъ слоя клѣтокъ бѣлые, остальные зеленые. (Зеленая ткань обозначена пунктиромъ).

раздѣленными на секторы вегетаціонными пунктами, то мы найдемъ на границѣ между бѣлымъ и зеленымъ компонентами химеры такіе листья, а далѣе и побѣги, строеніе которыхъ изображено на **рис. 72.** Это и есть химеры, но такія, у которыхъ вегетаціонный конусъ раздѣленъ периклинально, т. е., такъ, что два периферическихъ слоя клѣтокъ, какъ это показано на **рис. 73,** бѣлые, всѣ же другіе зеленые. Такой листъ периклинальной химеры, снаружи бѣлой, а внутри зеленой, имѣетъ видъ, какъ на **рис. 74 a.** Въ разрѣзѣ этотъ листъ представленъ на **рис. 75 и 76.** Способъ образованія периклинальной химеры будетъ вполнѣ понятенъ, если мы представимъ себѣ поперечный разрѣзъ

стебля секторіальной химеры. При этомъ обнаружится, что граница между бѣлой и зеленой тканями очень часто направлена не радіально внутрь, какъ на **рис. 77 a**, а такъ, что одинъ или два слоя бѣлой ткани выступаютъ и покрываютъ собой зеленую ткань. Это изображено на **рис. 77 b**. Далѣе, можно установить, что всюду, гдѣ зеленая ткань прикрываетъ бѣлую, имѣется листъ **(рис. 78)**, изображенный на **рис. 74 a**. Боковые вегетаціонные пункты, которые образуются какъ-разъ на такой границѣ, раздѣлены периклинально (см. **рис. 73 a**).

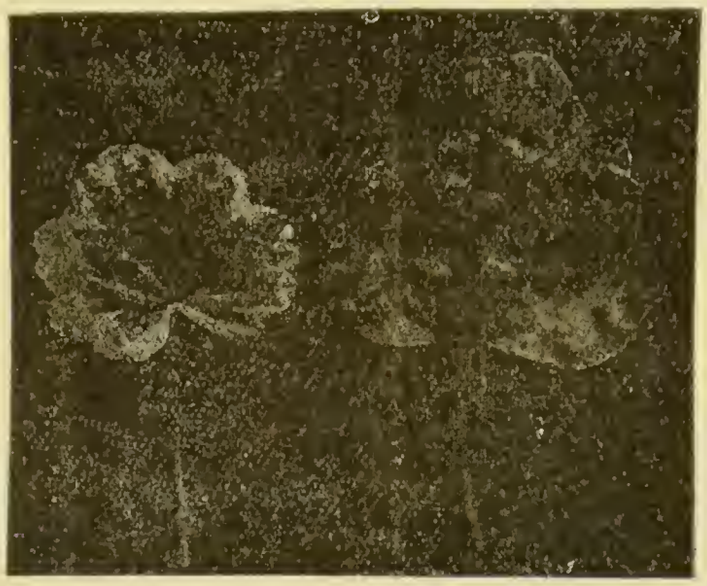
Я имѣю много различныхъ периклинальныхъ химеръ и, между прочимъ, такую, у которой только самый крайній слой клѣтокъ принадлежитъ бѣлой родинѣ, всѣ же остальные — зеленой. Листъ такого растенія изображенъ на **рис. 74 b**. Очевидно,

a b

Рис. 73. (557—558). a, Разрѣзъ черезъ конусъ нарастанія периклинальной химеры *Pelargonium zonale* съ двумя наружными бѣлыми слоями клѣтокъ. b, разрѣзъ черезъ край молодого листа того-же растенія (зеленая ткань обозначена пунктиромъ).

мы имѣемъ здѣсь зеленое растеніе *Pelargonium*'а, находящееся въ кожицѣ бѣлаго растенія. Кожица эта, какъ это ясно здѣсь видно, для зеленаго растенія тѣсна. Далѣе, я имѣю периклинальныя химеры, два наружныхъ клѣточныхъ слоя которыхъ зеленые, всѣ же остальные слои бѣлые; кромѣ того, имѣю химеру, обладающую снаружи 2-мя зелеными слоями клѣтокъ, остальные же слои, за исключеніемъ одного зеленаго тяжа въ плеромѣ, бѣлые и, наконецъ, четвертую, у которой только эпидермисъ зеленаго цвѣта, что можно установить лишь микроскопически по замыкающимъ клѣткамъ устьицъ, всѣ же остальные слои бѣлые. Такія периклинальныя химеры между бѣлой и зеленой родями *Pelargonium*'а легко размножаются вегетативно посредствомъ черенковъ. Часто, однако, вслѣдствіе маленькихъ поврежденій, возникаютъ препятствія къ распредѣле-

нію компонентовъ въ вегетаціонномъ конусѣ. Въ зависимости отъ характера препятствій, получаются различныя послѣдствія. У периклинальной химеры, снаружи бѣлой, а внутри зеленой, типа **рис. 74 a,** могутъ быть повреждены внѣшніе бѣлые клѣточные слои и замѣнены третьимъ зеленымъ слоемъ. При этомъ зеленое растеніе будетъ, какъ бы прорываться черезъ отверстіе въ бѣлой кожицѣ, и если такое отверстіе лежитъ какъразъ надъ боковымъ вегетаціоннымъ пунктомъ, то образуется чисто зеленый побѣгъ, т. е., послѣдуетъ „вегетативное расщепленіе" химеры. Часто случается, что вегетаціонный конусъ въ



a b

Рис. 74. (559). Листья периклинальныхъ химеръ *Pelargonium zonale*, a — растеніе съ 2-мя бѣлыми периферическими слоями клѣтокъ, b — растеніе съ однимъ бѣлымъ периферическимъ слоемъ клѣтокъ.

пазухѣ листа образуется только изъ 2-хъ крайнихъ слоевъ, что влечетъ за собой появленіе чисто бѣлой вѣтки.

Половое поколѣніе периклинальныхъ химеръ обнаруживаетъ на первый взглядъ довольно странное явленіе, которое однако легко понять изъ анатомическаго строенія. Мы знаемъ, что половыя клѣтки покрытосѣмянныхъ растеній въ своемъ естественно-историческомъ развитіи ведутъ свое начало отъ клѣтокъ 2-го наружнаго слоя вегетаціоннаго конуса. Въ виду этого можно ожидать, что половое воспроизведеніе периклинальныхъ химеръ будетъ принадлежать всецѣло и въ чистомъ видѣ той родинѣ, которая въ данной химерѣ дала начало второму наружному клѣточному слою. Съ этимъ согласуется положеніе вещей у сѣянцевъ моихъ периклинальныхъ

химеръ *Pelargonium*'овъ. Всѣ химеры, у которыхъ первый субъэпидермальный слой клѣтокъ принадлежитъ зеленой роднѣ, даютъ постоянно только чисто зеленые сѣянцы. Тѣ же химеры, у которыхъ второй наружный клѣточный слой относится къ бѣлой родинѣ, даютъ чисто бѣлые сѣянцы.

Лѣтомъ 1909 г., когда я занимался периклинальными химерами *Pelargonium*'а, мнѣ все чаще и чаще приходила мысль, что, пожалуй, и столь загадочные прививочные гибриды, какъ *Cytisus Adami* и *Crataegomespili* представляютъ собою не что иное, какъ периклинальныя химеры между обоими предполагаемыми первоначальными ихъ видами. Впервые полученный въ то время Винклеромъ *Solanum tubingense* обнаруживалъ явленія тождественныя съ периклинальными химерами *Solanum Lycopersicum* снаружи и *Solanum*

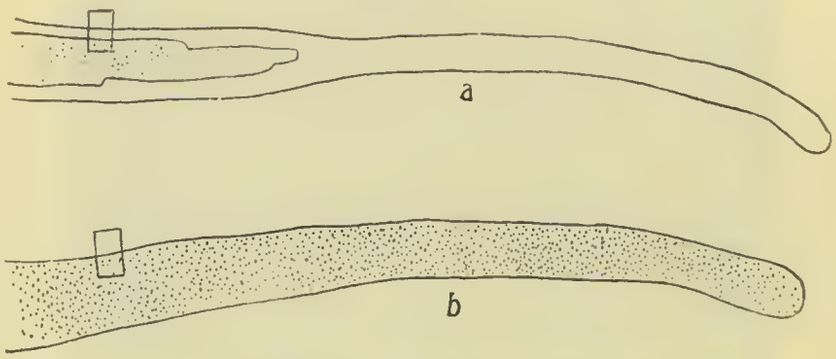


Рис. 75. (560). Разрѣзъ черезъ край листа: a — периклинальной химеры съ двумя периферическими бѣлыми клѣточными слоями, b — совсѣмъ зеленаго растенія (зеленая ткань обозначена пунктиромъ). Небольшой правый уголокъ этого рисунка представленъ въ болѣе увеличенномъ видѣ еще на **рис. 76.**

nigrum внутри и выглядѣлъ соотвѣтствующимъ образомъ. Съ этимъ согласуется весь ходъ развитія не только новыхъ и старыхъ прививочныхъ гибридовъ Винклера, но и анатомія *Cytisus Adami* и *Crataegomespili*. Сначала наступаетъ здѣсь столь часто встрѣчаемое у прививочныхъ гибридовъ вегетативное возвращеніе къ первоначальнымъ исходнымъ формамъ и даже полная аналогія съ тѣмъ, что наблюдается у периклинальныхъ химеръ *Pelargonium*'а. Препятствія къ распредѣленію компонентовъ, т. е., къ выработкѣ чисто бѣлыхъ или чисто зеленыхъ вѣтокъ, листьевъ или частей листьевъ, встрѣчаются у *Pelargonium*'а съ бѣлымъ поверхностнымъ клѣточнымъ слоемъ приблизительно такъ-же часто, какъ и у прививочныхъ гибридовъ. Далѣе, выше уже упомянуто, что половыя клѣтки въ своемъ естественно-историческомъ развитіи, происходятъ изъ второго наружнаго слоя вегетаціоннаго конуса. Изъ этого же слѣдуетъ, что прививочные гибриды должны дать образованіе,

принадлежащее именно тому виду, изъ котораго состоитъ ихъ второй наружный клѣточный слой. Какразъ такую картину мы и встрѣчаемъ въ дѣйствительности у прививочныхъ гибридовъ. Такъ, напр., *Cytisus Adami*, судя по его анатомическому строенію, представляетъ собою *Laburnum vulgare* съ эпидермисомъ, принадлежащимъ *Cytisus purpureus;* этимъ объясняется фактъ, что его сѣянцы — чистые *Laburnum vulgare*.

Solanum tubingense Винклера по всему своему виду представляетъ собою *S. nigrum* въ эпидермисѣ, принадлежащемъ *S.*

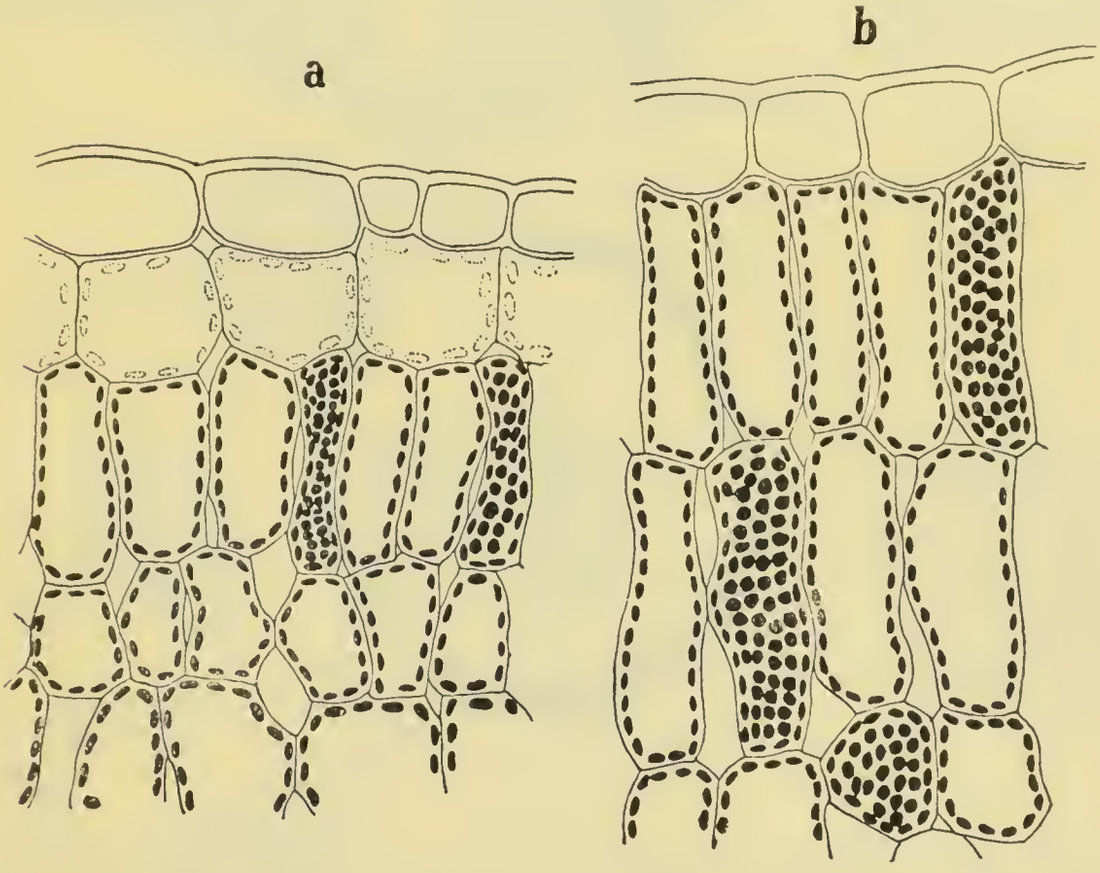


Рис. 76. (561). Небольшіе прямоугольные отрѣзки, отмѣченные на **рис. 75,** при сильномъ увеличеніи. (Безцвѣтные хроматофоры обозначены пунктиромъ, зеленые зачернены).

Lycopersicum. Это подтверждается тѣмъ обстоятельствомъ, что его половое воспроизведеніе чистый *S. nigrum;* въ полномъ согласіи съ моими взглядами, излагаемыми въ этихъ лекціяхъ, находятся и результаты наблюденій надъ остальными прививочными гибридами — *Solanum* Винклера, — которые были раньше произведены Будеромъ (Buder, 50).

Окончательное разрѣшеніе этого вопроса можетъ дать, конечно, только точное анатомическое изслѣдованіе.

Благодаря рѣзкому различію окраски у *Pelargonium*'овъ, можно

безъ всякихъ затрудненій опредѣлить, какія клѣтки листа принадлежатъ одному и какія другому компоненту. У прививочныхъ же гибридовъ это не такъ легко, въ особенности же трудно демонстрировать такія различія рисунками, тѣмъ не менѣе дѣло обстоитъ и здѣсь вполнѣ ясно. Прежде всего о *Crataegomespilus Asnieresii*, листья котораго я изслѣдовалъ и сравнивалъ съ листьями родителей, можно съ увѣренностью сказать, что эпидермисъ листьевъ здѣсь вполнѣ тождественъ съ эпидермисомъ таковыхъ у *Mespilus*. Къ счастью, эпидермисъ листьевъ *Crataegus* рѣзко отличается отъ эпидермиса *Mespilus*, въ особенности въ харак-

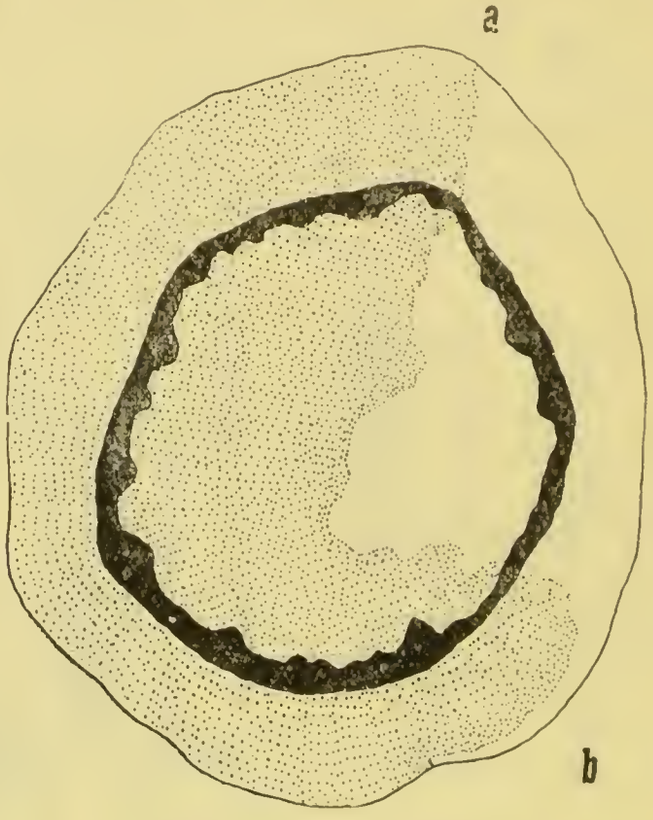


Рис. 77. (562). Разрѣзъ черезъ стебель секторіальной химеры. У буквы a граница идетъ радіально внутрь, у буквы b бѣлая ткань покрываетъ на нѣкоторомъ протяженіи зеленую. (Зеленая ткань обозначена пунктиромъ).

терѣ опушенія. Правда, только при сравненіи большого количества слоевъ, можно убѣдиться въ правильности такого сужденія. *Crataegomespili* можно встрѣтить въ каждомъ ботаническомъ саду и желающіе могутъ сами убѣдиться въ этомъ.

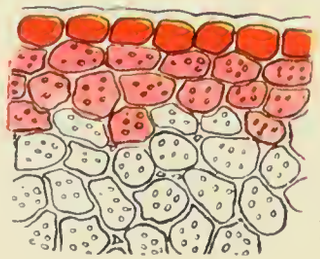
Все, что касается анатоміи листьевъ, относится также mutatis mutandis и къ плодамъ. Строеніе эпидермиса плода у *Crataegus* и *Mespilus* очень различно: *Mespilus* образуетъ изъ своего эпидермиса (см. **табл. LXXXII, фиг. 3 a**) толстую перидерму, у *Crataegus* же клѣтки эпидермиса остаются нераздѣленными и содержатъ темнокрасный клѣточный сокъ **(табл. LXXXII, фиг. 1 a).**

2b

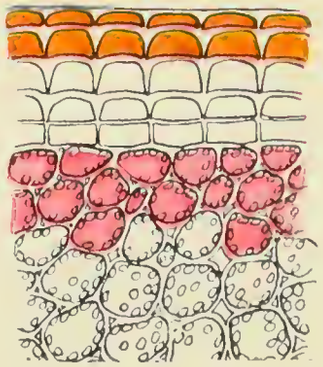
1

2

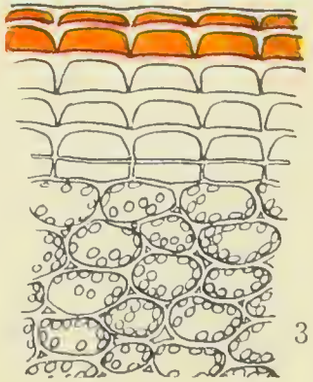
3



1a



2a



3a

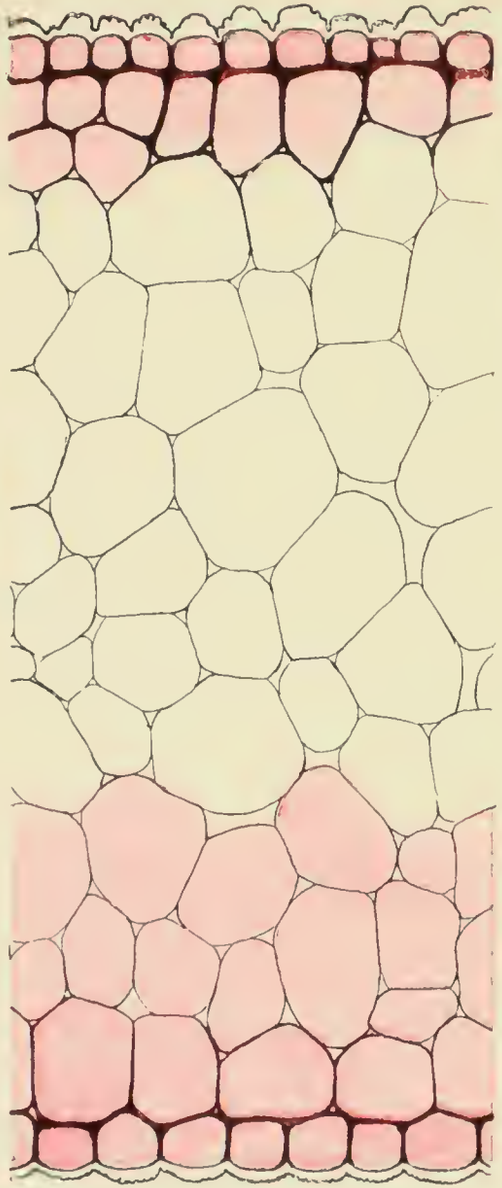
Crataegus monogyna (1); Crataegomespilus Asnieresii (2); Mespilus germanica (3) (рис. 419).

„Труды Бюро“ VI (1913).
„Bull. f. angew. Bot“ VI (1913).

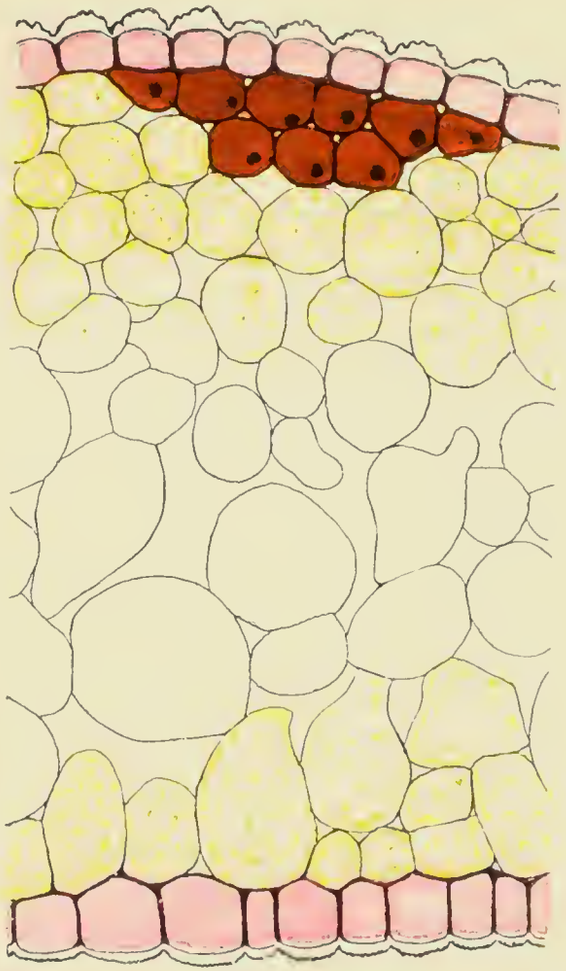
1

2

3



1a



2a

3a

Поперечные разрѣзы лепестковъ (флаговъ).

1. 1a Cytisus purpureus; 2. 2a *Cytisus Adami*; 3. 3a Laburnum vulgare (по *I. Buder*). (Рис. 420).

Мякоть плода *Mespilus* совсѣмъ безцвѣтна, у *Crataegus* же внѣшніе 3—4 клѣточныхъ слоя плодовой мякоти содержатъ блѣднорозовый клѣточный сокъ. *Crataegomespilus Asnieresii* **(табл. LXXXII, фиг. 2 a)** имѣетъ, какъ показываютъ рисунки, вполнѣ типичный плодъ *Crataegus*'а, который однако скрывается въ эпидермисѣ *Mespilus*'а! Что касается анатоміи другихъ частей, то она даетъ мало опорныхъ пунктовъ, такъ какъ *Crataegus* и *Mespilus* въ

Рис. 78. (563). Секторіальная химера *Pelargonium*'а, образовавшая, какъ-разъ, какъ на **рис. 77** у b (вверху слѣва отъ наблюдателя), листъ съ бѣлымъ наружнымъ слоемъ (два периферическихъ бѣлыхъ клѣточныхъ слоя). Листъ, сидящій на границѣ, отмѣченной на **рис. 77** буквой a (направленный вверхъ, направо), раздѣленъ какъ-разъ пополамъ на бѣлую и черную части. Вполнѣ бѣлому сектору принадлежащій листъ (направленъ вверхъ) — совершенно бѣлый, а принадлежащіе чисто зеленому сектору листья (3 нижнихъ) — чисто зеленые. Изъ пазухи листа съ бѣлыми периферическими слоями клѣтокъ позже развивается вѣтка съ листьями такого-же строенія.

микроскопическомъ строеніи древесины, коры и т. д. обнаруживаютъ большое сходство другъ съ другомъ.

Детальное естественно-историческое изслѣдованіе прививочныхъ гибридовъ и сравненіе ихъ съ родителями могло бы, конечно, дать много другихъ руководящихъ указаній для разъясненія этого явленія.

Судя по анатоміи листа *Laburnum Adami*, этотъ послѣдній представляетъ собой *Laburnum vulgare* съ эпидермисомъ *Cytisus purpureus*. На основаніи изслѣдованій Будера (Buder, 50), изъ

анатоміи лепестковъ цвѣтка и, главнымъ образомъ, распредѣленія окраски въ различныхъ клѣточныхъ слояхъ, можно съ большой достовѣрностью утверждать, что только одинъ эпидермисъ принадлежитъ здѣсь *Cytisus purpureus*, все-же остальное — *Laburnum vulgare*.

Поперечные разрѣзы лепестковъ цвѣтка и флагъ (Vexillum) *Laburnum vulgare*, *Cytisus Adami* и *Cytisus purpureus* представлены, по оригинальнымъ изображеніямъ І. Будера (I. Buder), на **табл. LXXXIII, рис.** 1 a, 2 a, 3 a. Рисунки эти не нуждаются въ дальнѣйшемъ объясненіи: эпидермисъ *Cytisus Adami* идентиченъ съ таковымъ *C. purpureus*, внутренняя ткань *Cytisus Adami* идентична съ той-же тканью *Laburnum vulgare*.

Итогъ всѣхъ нашихъ наблюденій, такимъ образомъ, находится въ полномъ согласіи съ моимъ утвержденіемъ, что прививочные гибриды *Laburnum Adami* и *Crataegomespili* суть периклинальныя химеры. Всѣ неясности въ ихъ поведеніи объясняются самымъ простымъ образомъ, безъ помощи какихъ бы то ни было сложныхъ гипотезъ.

Это объясненіе относится также къ новымъ прививочнымъ гибридамъ — *Solanum* Винклера — въ особенности же къ 4 изъ нихъ.

Доказать здѣсь присутствіе периклинальныхъ химеръ очень легко, такъ какъ *Solanum nigrum* и *S. Lycopersicum* имѣютъ различные количества хромозомовъ, на основаніи чего можно даже прямо опредѣлить натуру отдѣльныхъ клѣтокъ. Въ самое послѣднее время Винклеръ занялся подобными изслѣдованіями и нашелъ, что здѣсь также имѣются периклинальныя химеры. Такъ, напр., *S. tubingense* — это *S. nigrum* въ эпидермисѣ *S. Lycopersicum*: *S. Koelreuterianum*, листъ котораго изображенъ на **рис. 71 b**, имѣетъ только эпидермисъ *S. nigrum*, а все остальное принадлежитъ *S. Lycopersicum*. Далѣе, *S. Gaertnerianum* — это *S. Lycopersicum* съ двумя наружными клѣточными слоями, принадлежащими *S. nigrum* и т. д.

Строеніе 5-го прививочнаго гибрида Винклера — *S. Darwinianum* — еще недостаточно изслѣдовано.

Произведенные по моей иниціативѣ опыты В. Гейера (W. Heuer, 173 a) показали, что между другими видами *Solanum*, напр., *S. Lycopersicum* и *S. Melongena*, существуютъ также периклинальныя химеры. Нѣкоторые виды *Solanum* представляютъ собою чрезвычайно подходящіе объекты для такихъ опытовъ.

Въ особенности легко получить периклинальныя химеры отъ прививки между *Solanum Lycopersicum* и *Solanum nigrum*. По опытамъ Гейера (Heuer), произведеннымъ подъ непосредственнымъ моимъ наблюденіемъ, можно надѣяться, что изъ 6

прививокъ по крайней мѣрѣ одна дастъ ту или другую периклинальную химеру. Для этой цѣли нужно примѣнять только очень молодые стебли, причемъ регенерація должна падать на мѣсяцы іюнь и іюль, иными словами, уже въ январѣ нужно прибѣгать къ сѣянію, въ началѣ мая къ прививкѣ, а въ концѣ мая произвести надрѣзъ черезъ мѣсто прививки. Мнѣ извѣстенъ еще одинъ только родъ растеній, который въ одинаковой степени приноровленъ къ воспроизведенію периклинальныхъ химеръ. Это тополь — *Populus*. Способъ образованія „старыхъ“ прививочныхъ гибридовъ, какъ *Cytisus Adami* и ему подобныхъ, еще не извѣстенъ. По всей вѣроятности, они не образовывались въ качествѣ придаточныхъ побѣговъ Винклера изъ каллуса пораненія, такъ какъ, насколько мнѣ извѣстно, придаточные побѣги изъ каллуса пораненія у *Laburnum*, *Cytisus*, *Crataegus* и *Mespilus* едва-ли образуются, или во всякомъ случаѣ очень рѣдко. Вѣроятнѣе всего, эти старые прививочные гибриды произошли вслѣдствіе того, что еще при окулировкѣ, т. е., при прививкѣ глазка, этотъ послѣдній получилъ пораненіе во время процесса выдалбливанія, причемъ каллусъ подвоя попалъ въ отверстіе выдолбленнаго глазка. Такимъ путемъ могла образоваться непосредственно периклинальная химера.

2. Модификированіе одного прививочнаго симбіонта посредствомъ другого; инфекціонный хлорозъ и другія явленія, подобныя вегетативной гибридизаціи.

То обстоятельство, что прививочные побѣги, находящіеся въ теченіе долгаго или короткаго времени въ связи съ растеніемъ другого вида, пріобрѣтаютъ отъ послѣдняго симбіонта нѣкоторые признаки, породило въ средѣ садоводовъ массу фантастическихъ разсказовъ. Въ продолженіе 7 послѣднихъ лѣтъ мною были произведены многочисленные опыты прививки со многими кустарниками и травянистыми растеніями. Опыты показали, что предположеніе о передачѣ пестролистости отъ одного симбіонта другому содержитъ въ себѣ нѣкоторую долю истины. Всѣ же другія данныя о томъ, что отдѣльные признаки, какъ, напр., цвѣтъ листьевъ, окраска цвѣтовъ, характеръ опушенія, также передаются сходнымъ образомъ отъ одного прививочнаго симбіонта къ другому, не оправдались на практикѣ. Я не буду входить въ подробности и приведу только нѣсколько примѣровъ, объясняющихъ, откуда могли произойти эти ложныя толкованія. Имѣется много указаній, что при прививкѣ вѣтокъ расы съ чисто зелеными листьями къ расѣ съ красными листьями (напр., расы орѣшника), эта красная

окраска подвоя заражаетъ также зеленый привой. Случаи неправильнаго толкованія подобныхъ явленій при отсутствіи критики не рѣдки. Здѣсь кроются, однако, другія причины. Способностью образовывать малое или бо́льшее количество антоціана въ клѣткахъ листьевъ и т. д. обладаютъ также часто и зеленыя расы, но количество образованнаго антоціана сильно модифицируется внѣшними факторами, въ частности условіями питанія. Обыкновенно, считаютъ за правило, что недостатокъ воды, связанный съ интенсивнымъ освѣщеніемъ, увеличиваетъ содержаніе антоціана. Привитые побѣги послѣ срастанія, въ особенности въ первое время, очень часто располагаютъ сравнительно плохимъ водоснабженіемъ и окрашены гораздо темнѣе обыкновеннаго. Эта темная окраска, вызванная вышеуказанной причиной, возникаетъ независимо отъ того, прививали ли свѣтлую расу къ темной или къ свѣтлой расѣ. Значитъ, если, при прививкѣ свѣтлой расы къ темной, наблюдается измѣненіе окраски прививочной вѣтки, то это обусловливается только модификаціей питанія этой вѣтки, а не „передачей признаковъ вегетативнымъ путемъ“ отъ одного растенія къ другому.

Такъ именно слѣдуетъ понимать и всѣ другіе случаи кажущейся передачи признаковъ, которые были мною замѣчены. Правда, эта модификація питанія, которую обнаруживаетъ привитое растеніе, заходитъ иногда очень далеко. Такъ, напр., часто случается, что прививочные побѣги, привитые къ совершенно чужому подвою, какъ, напр., *Cytisus hirsutus* къ *Laburnum vulgare*, достигаютъ значительной величины, превышающей собой высоту растенія, выросшаго на собственныхъ корняхъ. Если взять 2 глазка *Cytisus hirsutus* одинаковаго достоинства и привить одинъ изъ нихъ на томъ же растеніи, т. е. на *C. hirsutus*, а другой на *Laburnum vulgare*, то глазокъ на первомъ въ два года дастъ вѣтку толщиною въ $^1/_4$ см. и длиною около $^1/_4$ м., глазокъ же, привитый къ *Laburnum vulgare*, въ то же самое время образуетъ пышную большую вѣтку, имѣющую въ длину приблизительно одинъ метръ, а въ толщину отъ 1—$1^1/_2$ см.

Такая-же модификація питанія имѣла мѣсто, навѣрное, въ опытахъ Даніэля (Daniel, 101), который при прививкѣ томата къ баклажану, констатировалъ замѣчательныя явленія.

По Даніэлю одна изъ расъ баклажана, которая имѣетъ обычно грушевидный безлопастный плодъ, пріобрѣтаетъ томатообразный лопастный плодъ, если ее прививаютъ къ томату. Въ 1904 г. я произвелъ большое количество соотвѣтствующихъ

прививокъ, но ни разу не замѣтилъ столь сильнаго вліянія. Я не могу отдѣлаться отъ подозрѣній, что Даніэль экспериментировалъ съ такимъ сортомъ баклажана, который иногда даетъ до извѣстной степени томатовидные плоды даже въ томъ случаѣ, если его и не прививаютъ къ томату.

Далѣе, Даніэль сообщаетъ объ одномъ опытѣ, въ которомъ обнаружилось, что самъ прививочный побѣгъ не получилъ никакихъ признаковъ отъ подвоя, но вліяніе это сказалось на сѣянцахъ привоя. Объ аналогичныхъ наблюденіяхъ недавно сообщилъ также Эдлеръ, (Edler, 127). Эдлеръ наблюдалъ, что если привить свѣтлую свекловицу, *Beta vulgaris*, къ красной салатной свеклѣ (Salatrüben) и собрать сѣмена изъ привитого растенія, то часть проростковъ этихъ сѣмянъ ясно обнаружитъ красную окраску. Однако эти опыты, какъ и аналогичные опыты Даніэля, не свободны отъ возраженій. Осталось невыясненнымъ, не были ли бы полученныя въ опытѣ Эдлера свѣтлыя растенія въ состояніи дать отдѣльные красные проростки и безъ всякой прививки къ красной салатной свеклѣ. Явленіе, когда свѣтлая свекловица, даже при самомъ тщательномъ опыленіи посредствомъ другой свѣтлой, также производитъ бо́льшее или меньшее количество красныхъ сѣянцевъ, часто случается и имѣетъ различныя причины.

Отдѣльныя данныя относительно „переноса признаковъ", въ основѣ чего лежитъ нѣчто другое, чѣмъ только модификація питанія, касаются передачи пестролистости отъ одного прививочнаго симбіонта къ другому.

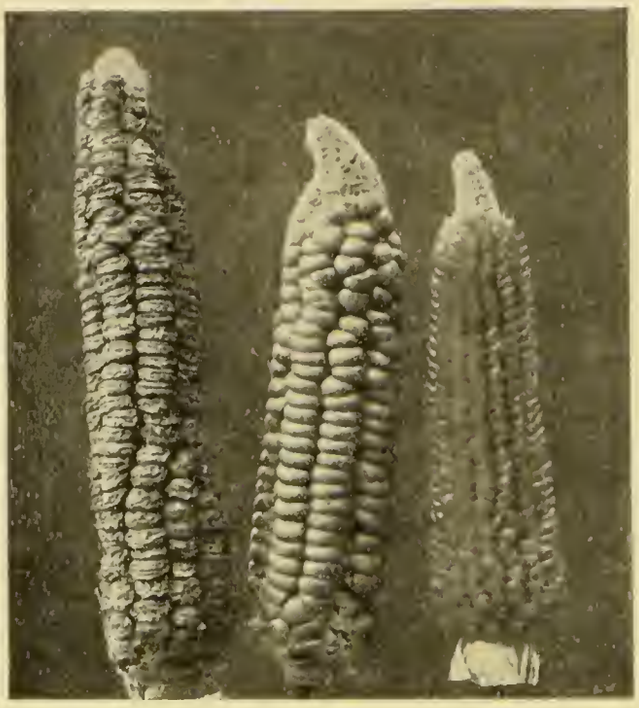
На эту тему имѣется обширная литература, причемъ наилучше изслѣдованъ вопросъ о пестролистости въ родѣ *Abutilon* изъ сем. *Malvaceae*.

Эта пестролистость, или, какъ ее въ большинствѣ случаевъ теперь называютъ, инфекціонный хлорозъ, несомнѣнно представляетъ собой инфекціонную болѣзнь (Baur, 15, 16), болѣзнь въ высшей степени удивительную. Пестролистые индивиды остаются долгое время только потому таковыми, что близъ стоящіе листья постоянно заражаются отъ старыхъ больныхъ листьевъ. Можно, какъ я уже указывалъ, воспрепятствовать этому самозараженію и этимъ путемъ сдѣлать пестрое растеніе опять константно зеленымъ. Само собой разумѣется, что инфекція не имѣетъ никакого отношенія къ наслѣдственности или къ передачѣ признаковъ одного симбіонта другому.

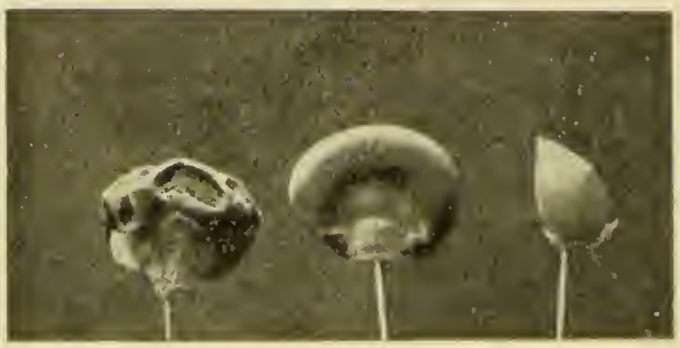
Въ заключеніе коснемся еще одного, давно извѣстнаго яв-

ленія, которое въ настоящее время вполнѣ уже выяснено. Я имѣю въ виду явленіе ксеній.

Что понимаютъ подъ этимъ — намъ лучше всего выяснитъ слѣдующій примѣръ съ кукурузой. Если опылить константную



a b c



a_1 b_1 c_1

Рис. 79. (564, 439). a) Початокъ сахарной кукурузы, опыленной пыльцею той-же расы. — b) Початокъ сахарной кукурузы, опыленной пыльцей крахмалистой расы. — c) Початокъ крахмалистой кукурузы, опыленной пыльцею той-же расы. — a_1, b_1 c_1 — отдѣльныя зерна початковъ a_1, b_1 и c_1 нѣсколько увеличеныя.

(при условіи подбора) сахарную расу, съ морщинистыми сѣменами, пыльцей какого-либо сорта крахмалистой кукурузы съ гладкими упругими сѣменами, то уже початки материнскаго растенія будутъ имѣть зерна, свойственныя отцовской крахмалистой расѣ, причемъ форма зеренъ нисколько не зависитъ

отъ покоющагося въ каждомъ изъ нихъ зародыша, но только отъ эндосперма. Вотъ это-то явленіе, когда часть плода, находящаяся внѣ зародыша, воспринимаетъ отцовскіе признаки при гибридизаціи, называютъ, слѣдуя Фокке (Focke, 136), образованіемъ ксеній. Случаи образованія ксеній, иногда весьма поразительные, подробно описаны для очень многихъ растеній. Можно указать, напримѣръ, случай, когда яблоня, имѣющая желтые плоды, на вѣткѣ, цвѣты которой были опылены пыльцей яблони, имѣющей красные плоды, дала красные плоды. Изслѣдованія Корренса (Correns, 67) вполнѣ выяснили сущность этого явленія. Корренсъ доказалъ, что во всѣхъ случаяхъ образованія ксеній, гдѣ это достаточно изучено, отцовское вліяніе сказывалось (помимо зародыша) только на эндоспермѣ; случаи, гдѣ бы это вліяніе сказалось еще на какой-либо части плода, не извѣстны.

Фактъ воспріятія отцовскихъ признаковъ эндоспермомъ покрытосѣмянныхъ растеній насъ не долженъ удивлять, такъ какъ мы знаемъ теперь, что эндоспермъ покрытосѣмянныхъ растеній является плодомъ особаго полового акта, извѣстнаго подъ именемъ двойного оплодотворенія. Образовавшійся отъ такого оплодотворенія эндоспермъ играетъ роль какъ-бы второго зародыша, который служитъ пищею для настоящаго зародыша.

Если мы опылимъ расу кукурузы, содержащую сахарный эндоспермъ, пыльцей расы съ крахмалистымъ эндоспермомъ, то уже сѣмена P_1 обнаружатъ въ эндоспермѣ гибридный характеръ, т. е., доминирующій отцовскій признакъ — „крахмалистый эндоспермъ“ — долженъ будетъ сказаться. Наглядный примѣръ такой ксеніи изображенъ на **рис. 79.**

Этимъ путемъ объясняются всѣ, вполнѣ установленныя ксеніи; данныя же о вліяніяхъ отцовскихъ признаковъ на другія части материнскаго растенія являются ошибочными.

Интересный случай, впрочемъ, кратко описанъ Е. Чермакомъ, получившимъ при скрещиваніи огурца и дыни гибридные плоды, слѣдовательно, части, принадлежащія несомнѣнно материнскому растенію, которыя по содержанію сахара отличались однако отъ плодовъ, образовавшихся путемъ самоопыленія.

Еще чаще говорятъ о подобныхъ вліяніяхъ отца на мать или на ея отдѣльныя части у животныхъ. Такъ, очень распространено мнѣніе относительно собакъ, что чистокровная сука, будучи разъ спарена съ нечистокровнымъ кобелемъ, въ дальнѣйшемъ утрачи-

ваетъ уже навсегда способность производить чистокровное потомство, хотя бы она спаривалась и съ совершенно чистокровнымъ кобелемъ. Изъ такихъ случаевъ однако ни одинъ не заслуживаетъ довѣрія. Болѣе правдоподобнымъ является указаніе, что у птицъ окраска яичной скорлупы подвержена вліянію гибриднаго зародыша. Объ этомъ даетъ нѣсколько предварительныхъ замѣчаній Е. А. Чермакъ (A. Tschermak, 373).

Лекція XIV.

Значеніе ученія о наслѣдственности для селекціи растеній и животныхъ.

Всѣ наблюденія, полученныя нами при нашихъ научныхъ изслѣдованіяхъ, касающихся наслѣдственности, имѣютъ громадное практическое значеніе для селекціи растеній и животныхъ. Селекціонеръ-практикъ, усвоившій научныя основы явленій наслѣдственности, сможетъ работать гораздо раціональнѣе и успѣшнѣе лица, не обладающаго этими познаніями.

Уже и теперь практическая селекція представляетъ собою цѣлую особую науку, относящуюся къ наукѣ о наслѣдственности приблизительно такъ-же, какъ технологія къ химіи. Поэтому, въ этой лекціи мы можемъ разсмотрѣть въ очень краткихъ чертахъ лишь нѣкоторые принципіальные вопросы селекціи. Желающимъ же ознакомиться подробнѣе съ практикой селекціи я рекомендую новый учебникъ по селекціи растеній Фрувирта (Fruwirth, 139).

Выражаясь кратко, задача селекціи заключается въ полученіи такихъ расъ нашихъ культурныхъ растеній и домашнихъ животныхъ, которыя наилучшимъ образомъ соотвѣтствовали бы своему спеціальному назначенію и наслѣдовали бы константно всѣ выгодныя для насъ качества. Извѣстная, правда, въ большинствѣ случаевъ безсознательная селекція въ сущности имѣетъ мѣсто всюду, гдѣ какое-нибудь животное или растеніе вводится въ культуру, но планомѣрная селекція съ сознательнымъ намѣреніемъ достигнуть улучшенія какой-нибудь расы животныхъ или растеній наблюдается только у народовъ высшей культуры. Въ сущности селекція животныхъ ведетъ свое начало съ болѣе древнихъ временъ, чѣмъ селекція растеній, несмотря на это, однако, въ настоящее время послѣдняя гораздо больше опирается на научныя данныя, чѣмъ первая, въ области которой еще и теперь немаловажную роль играетъ чистый эмпиризмъ.

Руководящей идеей всякой селекціи является стремленіе найти среди многочисленныхъ „варіацій“ наиболѣе приноровленную къ облагораживанію расу и воспитать ее чисто и константно. Поэтому, нужно всегда считаться съ тѣмъ, что для дальнѣйшей селекціи слѣдуетъ выбирать только способныя къ наслѣдуемости „варіаціи“. Въ XI лекціи мы подробно выяснили, что варіированіе основывается по меньшей мѣрѣ на трехъ различныхъ явленіяхъ, именно модификаціи, комбинаціи и мутаціи. Селекція модификацій безуспѣшна, поэтому, при искусственномъ отборѣ можно работать только съ селекціей варіацій послѣднихъ 2-хъ категорій: комбинацій и мутацій.

Правда, эту фразу слѣдуетъ понимать cum grano salis. Модификаціи, какъ, напр., индивидуальныя преимущества, основывающіяся только на томъ, что данный индивидъ развился при особенно благопріятныхъ условіяхъ питанія, не подлежатъ, насколько мы знаемъ, наслѣдованію; поэтому, путемъ отбора такихъ модификацій, конечно, нельзя будетъ измѣнить какую-нибудь расу, тѣмъ не менѣе все-таки слѣдуетъ выбирать по возможности только крѣпкіе, хорошо питавшіеся и здоровые индивиды, хотя-бы ради ихъ бо́льшей плодовитости. При селекціи, кромѣ того, приходится также всегда считаться и съ тѣмъ, что нѣкоторыя внѣшнія вліянія, которымъ подвергаются родители, — у животныхъ въ особенности мать, — оказываютъ свое послѣдѣйствіе на потомство по крайней мѣрѣ въ теченіе одной еще генераціи (лекція III). Этимъ и ограничивается значеніе модификацій. Въ дальнѣйшемъ же опираться въ практикѣ селекціи на наслѣдованіе модификацій или, какъ, обыкновенно, говорятъ, на пріобрѣтенные признаки, по современнымъ нашимъ познаніямъ, нѣтъ никакихъ основаній.

Изъ 3-хъ категорій отличаемыхъ нами варіацій, поставщиками матеріала для отбора являются только комбинаціи и мутаціи; кромѣ того, матеріалъ для селекціи находимъ мы у всѣхъ автогамныхъ растеній въ лицѣ безчисленныхъ чистыхъ „линій“, изъ которыхъ они всѣ состоятъ.

Характеръ селекціоннаго процесса мѣняется въ зависимости отъ способа размноженія организма, а именно, смотря по тому идетъ ли рѣчь объ:

1. облигатно или почти исключительно автогамныхъ организмахъ, которые, подобно фасоли, ячменю и т. д., размножаются всегда черезъ самооплодотвореніе: или же рѣчь идетъ объ

2. аллогамныхъ организмахъ, могущихъ однако не-

кусственнымъ путемъ размножаться черезъ самооплодотвореніе; или же, наконецъ, объ

3. облигатно аллогамныхъ организмахъ, у которыхъ, вслѣдствіе раздѣльнополости или безплодности самоопыленія, не можетъ состояться самооплодотвореніе.

Проще всего планомѣрная селекція организмовъ 1-ой группы, къ которой принадлежитъ большое количество важнѣйшихъ культурныхъ растеній. Труднѣе всего поддается селекціи 3-ья группа организмовъ, объединяющая собою всѣхъ нашихъ домашнихъ животныхъ и нѣкоторыя культурныя растенія, какъ, напр., свекловицу, коноплю и другія.

Разсмотримъ прежде всего:

1) селекцію организмовъ группы 1.

При изслѣдованіи любой обыкновенной культурной расы, какъ напр., фасоли, мы найдемъ, что таковая состоитъ изъ большого количества чистыхъ линій, изъ которыхъ каждая сама по себѣ, не считая единичныхъ мутацій, константна (ср. лекц. III, стр. 37). Если мы зададимся цѣлью изъ обыкновеннаго неотсортированнаго рыночнаго сѣменного товара селекцировать особенно урожайный сортъ, то для этого мы должны будемъ высѣять большое количество сѣмянъ и выращивать растенія, по возможности, при одинаковыхъ культурныхъ условіяхъ, затѣмъ отмѣтить себѣ тѣ экземпляры фасоли, которые дали наибольшее количество бобовъ. Выберемъ, напр., изъ 1000 растеній 50 экземпляровъ, дающихъ особенно богатый урожай, и сѣмена каждаго растенія, не смѣшивая съ другими, посѣемъ на отдѣльныхъ грядкахъ; такимъ путемъ мы получимъ многочисленныя чистыя линіи. При этомъ мы увидимъ, что нѣкоторыя изъ этихъ чистыхъ линій дадутъ въ среднемъ бо́льшее количество сѣмянъ, другія меньшее. Только та изъ чистыхъ линій, которая въ среднемъ дастъ наибольшее количество сѣмянъ, должна служить намъ матеріаломъ для дальнѣйшаго размноженія. Спрашивается, почему мы поступили именно такъ? Потому, что мы знали, что первоначальный неотсортированный рыночный матеріалъ состоялъ изъ смѣси многочисленныхъ чистыхъ линій. Далѣе, мы должны были ожидать, что эти линіи имѣли различную степень урожайности. Значитъ, все сводилось къ тому, чтобы изъ этой сложной смѣси выдѣлить наиболѣе урожайную линію. Если мы изъ большого количества фасоли выберемъ наиболѣе урожайное растеніе, то возможно, что мы

этимъ изолируемъ самую урожайную линію, но считать этотъ успѣхъ вполнѣ обезпеченнымъ ни въ коемъ случаѣ нельзя. Если различныя чистыя линіи въ смыслѣ ихъ урожайности модифицируются трансгредируя, — а это въ практикѣ постоянно случается, — то можетъ произойти, что наиболѣе урожайное растеніе такой неоднородной популяціи представитъ собою только крайній урожайный **индивидъ линіи**, которая въ среднемъ не отличается особенно богатой урожайностью. Для распознанія, какое именно изъ 50 особенно урожайныхъ растеній принадлежитъ къ искомой наилучшей и чистой линіи, мы должны сравнить ихъ **потомство.** То изъ растеній, которое въ среднемъ дастъ наиболѣе урожайное потомство, будетъ особью искомой наурожайнѣйшей изъ линій, заключавшихся въ исходной популяціи.

Такой способъ отбора, который въ сущности имѣетъ цѣлью изоляцію опредѣленной чистой линіи, **уже содержавшейся** въ исходной популяціи, называется **индивидуальнымъ отборомъ съ оцѣнкою по потомству.**

Если съ помощью однократнаго раціональнаго отбора изолировали желаемую чистую линію, то этимъ сразу же достигается то, что, вообще, достижимо посредствомъ селекціи.

Чѣмъ пестрѣе и смѣшаннѣе исходный матеріалъ, тѣмъ больше имѣется шансовъ на полученіе изъ него линій съ желательными свойствами. Изъ обыкновенной крестьянской пшеницы можно изолировать сотни чистыхъ линій съ различнѣйшими особенностями, тогда какъ изъ довольно распространеннаго, но сравнительно чисто отселекцированнаго посѣвного матеріала ихъ можно выдѣлить уже намного меньше.

Для полученія возможно болѣе цѣннаго для селекціи матеріала, рекомендуется производить у автогамныхъ растеній частыя искусственныя скрещиванія. Важность такихъ скрещиваній была уже давно признана Е. Чермакомъ (Tschermak, E., 375). Въ особенности это рекомендуется въ томъ случаѣ, если мы найдемъ, что извѣстные сорта имѣютъ какую-нибудь одну цѣнную особенность, другіе — другую, а намъ желательно пріобрѣсти сортъ съ обѣими этими особенностями. Какова будетъ генерація F_1 послѣ такого скрещиванія — для насъ совершенно безразлично, важно только то, чтобы, по возможности, больше растеній — F_1 подверглось самоопыленію и чтобы можно было получить богатую индивидами генерацію F_2. Съ такой генераціей F_2, беря ее въ качествѣ исходнаго матеріала,

слѣдуетъ произвести „индивидуальный отборъ съ оцѣнкой по потомству“, по описанному уже выше способу. Такой индивидуальный отборъ долженъ въ извѣстныхъ случаяхъ производиться нѣсколько разъ подрядъ, въ теченіе нѣсколькихъ генерацій. Если желательная комбинація признаковъ покоится только на отсутствіи опредѣленныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, то тогда, — что ясно изъ простого разсужденія, — **каждый** индивидъ, обнаружившій эти признаки, будетъ имѣть константное потомство, онъ будетъ **гомозиготнымъ**. Въ случаѣ же искомые признаки покоятся цѣликомъ или частично на присутствіи наслѣдственныхъ факторовъ, то слѣдуетъ ожидать, что, послѣ вышецитированнаго скрещиванія, большинство индивидовъ съ искомой комбинаціей будетъ еще въ F_2 гетерозиготнымъ. Для полученія въ этомъ послѣднемъ случаѣ гомозиготныхъ индивидовъ, слѣдуетъ наавось выбрать большое число индивидовъ съ желательной комбинаціей признаковъ и подвергнуть ихъ самоопыленію, а затѣмъ потомство ихъ воспитывать отдѣльно другъ отъ друга. Поступая такимъ образомъ, мы сможемъ констатировать, что часть выбранныхъ нами растеній опять будетъ гетерозиготна, т. е., опять расщепится, но если работать съ достаточно большимъ числомъ экземпляровъ, то можно въ скоромъ времени добиться гомозиготныхъ растеній.

Если желательные признаки зависятъ отъ **присутствія** большого числа наслѣдственныхъ факторовъ, то чистая селекція вызоветъ много хлопотъ. Такъ, напр., возьмемъ довольно простой и уже раньше разсмотрѣнный нами примѣръ: красный цвѣтъ пшеничнаго зерна зависитъ отъ 3-хъ независимо другъ отъ друга менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ: R, S и T; мы хотимъ получить константный, по возможности, темно-красный сортъ, т. е., такой, всѣ три наслѣдственные факторы котораго гомозиготны. Ясно, что потребуется очень много труда, чтобы выдѣлить изъ F_2 такой константный сортъ. Первымъ долгомъ слѣдуетъ въ такихъ случаяхъ выращивать потомство отдѣльныхъ избранныхъ растеній въ довольно значительномъ количествѣ, по крайней мѣрѣ въ количествѣ 100 особей, такъ какъ только такимъ путемъ мы можемъ достигнуть прочной увѣренности въ константности.

Искусственныя скрещиванія цѣлесообразны не только тогда, когда одна изъ двухъ расъ обнаруживаетъ одно какое-нибудь цѣнное качество, а другая раса — другое, причемъ желаютъ имѣть расу съ обоими этими качествами; такія скрещиванія примѣняются также и во многихъ другихъ случаяхъ. Никогда

нельзя сразу опредѣлить, какими наслѣдственными факторами обладаетъ „криптомерно“ любая изъ расъ. Припомнимъ хотя бы ходячій примѣръ съ львинымъ зѣвомъ, имѣющимъ сотни похожихъ другъ на друга бѣлыхъ расъ, которыя, однако, могутъ имѣть очень разнообразныя наслѣдственныя формулы въ зависимости отъ многочисленныхъ наслѣдственныхъ факторовъ окраски. Поэтому, въ подобныхъ случаяхъ представляется желательнымъ производить, такъ сказать, „на счастье“ многочисленныя скрещиванія, доводя ихъ до F_2. Какія могутъ намъ встрѣтиться при этомъ неожиданности даже у культурныхъ растеній — показываетъ наглядно **рис. 80.** Разъ только изолирована у такихъ автогамныхъ растеній чистая линія, то

a b c

Рис. 80. (565—567). 2 константныя расы пшеницы (a, b), изъ скрещиванія которыхъ въ F_2 неожиданно расщепились формы съ очень тонкими удлиненными колосьями. Расы a и b отличаются многочисленными факторами. [По раст. Г. Нильссона—Эле (H. Nilsson—Ehle)].

дальнѣйшій отборъ въ предѣлахъ этой линіи безполезенъ, если только не появятся мутаціи. Въ цѣляхъ же улучшенія посѣвного матеріала рекомендуется, однако, производить даже у самоопыляющихся растеній, какъ, напр., фасоли и пшеницы, по крайней мѣрѣ отъ времени до времени, индивидуальный отборъ. Это необходимо ввиду того, что могутъ возникнуть худшія мутаціи, а также и потому, что у всѣхъ этихъ растеній могутъ случайно произойти произвольныя скрещиванія съ другими расами, загрязняющими посѣвной матеріалъ. Отъ времени до времени повторяемый отборъ у самоопыляющихся растеній имѣетъ ту выгоду, что, выражаясь словами одного изъ нашихъ лучшихъ селекціонеровъ, Безелера (Beseler, 25): „Мы можемъ воспрепятствовать обратному распаденію расы въ ея цѣнныхъ свой-

ствахъ, удаляя изъ урожая селекціонной грядки всѣ менѣе цѣнные элементы, нежелательныя варіаціи [27]), или продукты естественнаго скрещиванія, могущіе испортить намъ всю расу".

2. Селекція нормально аллогамныхъ организмовъ, которые, однако, искусственнымъ путемъ могутъ размножаться и при самооплодотвореніи.

И здѣсь задача селекціонера заключается въ полученіи расы, которая отличалась бы желательными признаками гомозиготно. Между тѣмъ, огромное большинство аллогамныхъ организмовъ оказывается болѣе или менѣе сложно гетерозиготнымъ. Ввиду этого, здѣсь въ сущности, каждый процессъ отбора протекаетъ при тѣхъ же условіяхъ, какъ и у автогамныхъ растеній **послѣ искусственнаго скрещиванія.** подробности котораго нами только что были разсмотрѣны.

И здѣсь изъ возможно бо́льшаго числа индивидовъ слѣдуетъ выдѣлить опредѣленное количество, напр. 50 особей, которыя лучше всего отвѣчали-бы предъявляемымъ къ нимъ требованіямъ; каждое изъ этихъ 50 растеній должно быть подвергнуто самоопыленію и затѣмъ ихъ потомство должно воспитываться врозь. Въ благопріятномъ случаѣ уже сразу можетъ обнаружиться растеніе гомозиготнаго типа съ желательными признаками, но это бываетъ очень рѣдко, поэтому, необходимо приступить къ новому индивидуальному отбору потомства каждаго изъ этихъ 50 растеній. Изъ 50 грядокъ, которыя содержатъ потомство первыхъ выбранныхъ 50 растеній, выбираютъ грядку, имѣющую наибольшее количество растеній съ желательными признаками и относительно меньшее количество другихъ: отъ этой грядки берутъ опять 50 индивидовъ съ желательными качествами, каждое изъ этихъ растеній подвергаютъ самоопыленію и разводятъ ихъ потомство на отдѣльныхъ грядкахъ. Большинство этихъ 50 растеній будетъ, пожалуй, опять негомозиготнымъ, но если насъ не слишкомъ ужъ преслѣдуютъ неудачи, то на этотъ разъ нѣкоторыя изъ особей будутъ имѣть константное потомство, и этимъ будетъ достигнуто то, что, вообще, можетъ быть достигнуто при помощи отбора.

Такимъ образомъ, вся суть дѣла заключается здѣсь въ **индивидуальномъ** отборѣ и въ томъ, что индивиды оцѣниваются по ихъ **потомству.**

27) Слово варіація употребляется здѣсь Безелеромъ (Beseler) для обозначенія явленія, понимаемаго въ данной книгѣ подъ словомъ мутація.

Пожалуй, будетъ цѣлесообразнѣе пояснить процессъ такой селекціи у нормально аллогамныхъ, но факультативно автогамныхъ растеній, болѣе подробно простымъ примѣромъ.

Въ лицѣ львинаго зѣва, *Antirrhinum majus*, мы имѣемъ, напр., крайне нечистую расу, къ которой принадлежатъ формы съ чернокрасными, красными, мясокрасными и бѣлыми цвѣтами. Посѣявъ сѣмена, полученныя отъ растеній такой грядки, мы пріобрѣтемъ, разумѣется, опять такую-же пеструю смѣсь окрасокъ; мы же хотимъ, допустимъ, имѣть однородную чернокрасную расу. Съ этой цѣлью беремъ изъ данной грядки извѣстное количество растеній, напр., 50 особей, которыя разсаживаемъ, предварительно закрывъ ихъ газовымъ мѣшкомъ, отдѣльно другъ отъ друга, благодаря чему получатся сѣмена только отъ самоопыленія. Сѣмена этихъ 50 растеній высѣваются опять на отдѣльныхъ грядкахъ. При этомъ окажется, что почти всѣ грядки, наряду съ темнокрасными цвѣтами, будутъ имѣть и цвѣты другихъ окрасокъ. На нѣкоторыхъ грядкахъ чернокрасныя и бѣлыя особи будутъ находиться приблизительно въ отношеніи **3 : 1**, на другихъ — чернокрасныя, красныя и мясокрасныя особи въ отношеніи **9 : 3 : 4**. наконецъ, будутъ и такія грядки, гдѣ появятся опять всѣ первоначальныя категоріи окрасокъ: чернокрасная, красная, мясокрасная и бѣлая въ отношеніяхъ **27 : 9 : 12 : 16**. Однако, наряду съ грядками съ разноцвѣтными особями, найдутся и такія, которыя будутъ имѣть исключительно чернокрасныя растенія. Достаточно теперь получить сѣмена, при условіи самоопыленія, отъ чернокрасныхъ растеній подобной однородной грядки, чтобы этимъ самымъ пріобрѣсти посѣвной матеріалъ, который въ дальнѣйшемъ будетъ давать исключительно лишь чистыя чернокрасныя растенія.

Итакъ, если выдѣлить возможно бо́льшее количество индивидовъ съ желательными признаками, въ данномъ случаѣ 50, и подвергнуть ихъ самоопыленію, то константную расу можно получить путемъ однократнаго отбора и въ предѣлахъ одной только генераціи.

Количество изолируемыхъ индивидовъ съ желательными признаками для такого однократнаго отбора зависитъ отъ степени факторіальной сложности исходной популяціи. Такъ какъ въ нашемъ примѣрѣ исходная популяція, очевидно, была гетерозиготна въ 3-хъ наслѣдственныхъ факторахъ окраски, то уже теоретически можно ожидать, что на 27 чернокрасныхъ индивидовъ придется, по крайней мѣрѣ, одинъ вполнѣ гомозиготно

чернокрасный. Выдѣливъ 50 чернокрасныхъ индивидовъ, можно съ большой увѣренностью разсчитывать на гомозиготность, если не нѣсколькихъ, то, по крайней мѣрѣ, одного растенія. Если исходная комбинація представляетъ собою еще болѣе сложное сочетаніе, то слѣдуетъ, соотвѣтственно съ этимъ, увеличить количество экспериментируемыхъ растеній. Изолированіе нѣсколькихъ сотенъ индивидовъ и выращиваніе ихъ потомства въ отдѣльности является сравнительно легко выполнимой задачей.

Однако, часто бываетъ выгоднѣе распредѣлять отборъ на нѣсколько генерацій. Въ этомъ можно убѣдиться съ помощью схематическаго примѣра. Если, допустимъ, за неимѣніемъ большого количества особей, или по какимъ-нибудь другимъ причинамъ, нами были выбраны вначалѣ только 15 чернокрасныхъ особей, то мы, по всей вѣроятности, не найдемъ между ними константной темнокрасной расы, а лишь замѣтимъ, что нѣкоторые индивиды будутъ расщепляться на всѣ первоначальные факторы окраски, иные только на 3, нѣкоторые же только на 2. Изъ потомства наименѣе сложно расщепляющихся растеній мы выберемъ опять опредѣленное количество чернокрасныхъ индивидовъ, такъ какъ мы можемъ ожидать, что здѣсь даже на **три** чернокрасныя особи будетъ **одна** гомозиготная. Поэтому, если мы возьмемъ отсюда даже только 10 растеній, то все-же и тогда можемъ разсчитывать съ достаточной увѣренностью на то, что изъ нихъ хотя-бы одно окажется гомозиготнымъ.

Если исходная популяція составлена очень сложно, если, напр., желательно селекцировать чистую константную расу изъ обыкновенной крестьянской ржи, то достигнуть здѣсь цѣли путемъ однократнаго отбора можно только въ исключительныхъ случаяхъ; обыкновенно же приходится вести селекцію въ предѣлахъ нѣсколькихъ поколѣній, отбирая всегда въ качествѣ исходнаго растенія для дальнѣйшаго индивидуальнаго отбора только экземпляры съ искомой совокупностью признаковъ, расщепляющіеся наименѣе сложно. Идя сознательно такимъ путемъ, и здѣсь можно добыть даже изъ самой сложной нечистой исходной популяціи въ теченіе немногихъ поколѣній любую комбинацію гомозиготныхъ, т. е., константныхъ признаковъ.

Селекція у нормально аллогамныхъ, но факультативно автогамныхъ растеній, значительно упрощается въ томъ случаѣ, когда желательно отобрать расу съ признаками, покоющимися

лишь на **отсутствіи** наслѣдственныхъ факторовъ. Въ приведенномъ выше примѣрѣ **каждая** особь изъ бѣлыхъ растеній исходной популяціи дастъ при самоопыленіи константное бѣлое потомство.

Подобныхъ пріемовъ съ большей или меньшей точностью придерживаются въ настоящее время селекціонеры-практики по важнѣйшимъ культурнымъ растеніямъ, какъ, напр., хлѣбнымъ злакамъ. Очень консервативны у насъ въ этомъ отношеніи садоводы. Если поставить современнаго садовода въ необходимость селекцировать изъ смѣси чернокраснаго, краснаго, мясокраснаго и бѣлаго львинаго зѣва *(Antirrhinum majus)* константный чернокрасный сортъ, что легко достижимо путемъ однократнаго отбора въ теченіе одного года, то онъ въ большинствѣ случаевъ начнетъ дѣло съ того, что изъ дѣлянки съ такой смѣсью, не дождавшись періода полнаго расцвѣта, удалитъ всѣ нечернокрасныя растенія и соберетъ сѣмена отъ оставшихся растеній, причемъ сѣмена эти онъ собираетъ и сѣетъ не отдѣльно, а вразбросъ. Вслѣдствіе этого, въ слѣдующемъ году получится опять смѣсь, состоящая изъ всѣхъ 4 первоначальныхъ категорій окрасокъ, хотя чернокрасныя растенія и будутъ составлять большинство. Опять удаляются до періода расцвѣта всѣ нечернокрасныя растенія, и такъ повторяется подобное уничтоженіе всѣхъ нежелательныхъ растеній въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ. Въ концѣ концовъ, въ благопріятномъ случаѣ черезъ 3—4 года, достигается популяція, которая въ бо́льшей своей части будетъ состоять изъ чернокрасныхъ растеній, но константная чистая раса изъ гомозиготныхъ чернокрасныхъ особей такимъ путемъ не получится, развѣ только при счастливой случайности. Значитъ, для полученія въ достаточной степени чистаго посѣвно́го матеріала подобный отборъ долженъ будетъ производиться селекціонеромъ — садоводомъ продолжительное время.

Объяснять далѣе, что такой способъ, ввиду непроизводительной затраты времени и труда, не раціоналенъ, было бы излишнимъ.

3. Селекція облигатно аллогамныхъ организмовъ.

Несравненно труднѣе производить отборъ у всѣхъ тѣхъ организмовъ, у которыхъ нельзя получить потомства черезъ самооплодотвореніе отъ одной особи, но лишь путемъ спариванія двухъ. Такъ именно обстоитъ дѣло у всѣхъ домашнихъ животныхъ и у нѣкоторыхъ культурныхъ растеній, какъ, напр., у свеклы.

У этихъ организмовъ почти всѣ особи любой расы, не подвергавшейся предварительному тщательному отбору, являются сложно гетерозиготными. И здѣсь главная цѣль селекціонера заключается въ полученіи расы, которая обладала бы желательными свойствами гомозиготно; однако это достигается очень трудно.

Для поясненія, насколько труднѣе раціональный отборъ у животныхъ, чѣмъ у обычно аллогамныхъ, но факультативно автогамныхъ растеній, обратимся опять къ слѣдующему схематическому примѣру.

Положимъ, мы имѣемъ неотсортированную популяцію, состоящую изъ черныхъ, бурыхъ, желтыхъ и бѣлыхъ кроликовъ, задача же наша заключается въ полученіи вполнѣ константной черной расы. Наличность этихъ различныхъ категорій окраски свидѣтельствуетъ о томъ, что и здѣсь имѣются гетерозиготно 3 наслѣдственныхъ фактора. Относительно наслѣдуемости окраски у кроликовъ слѣдуетъ замѣтить, что въ главныхъ своихъ чертахъ все здѣсь совпадаетъ съ тѣмъ, что мы наблюдаемъ у мышей (ср. лекц. VI). Поэтому, мы можемъ ожидать, какъ и въ разобранномъ выше примѣрѣ съ *Antirrhinum* (стр. 288), что между каждыми 27 черными особями кроликовъ по крайней мѣрѣ одна особь окажется гомозиготно черной. Дальше однако мы уже наталкиваемся на затрудненіе, такъ какъ здѣсь достигнуть потомства можно только путемъ спариванія каждыхъ 2-хъ особей, если на 27 черныхъ особей приходится только одна гомозиготная, то вѣроятность того, что въ какой-нибудь выбранной нами парѣ оба животныхъ будутъ гомозиготными, очень незначительна. Изъ отобранныхъ 729 ($=27^2$) паръ въ этомъ случаѣ только одна будетъ состоять изъ двухъ гомозиготныхъ особей. Въ то время какъ при такой же сложной исходной смѣси у факультативно автогамныхъ организмовъ можно ожидать одну гомозиготную особь на каждые 27, у облигатно аллогамныхъ животныхъ нужно, слѣдовательно, изолировать 729 паръ, чтобы съ той-же вѣроятностью можно было разсчитывать на полученіе чистой расы съ помощью однократнаго отбора.

Такъ какъ при селекціонныхъ задачахъ исходныя популяціи бываютъ составлены большею частью еще много сложнѣе, то само собою понятно, что, при облигатной аллогаміи, путемъ однократнаго отбора почти никогда ничего не достигается, даже и въ томъ случаѣ, когда работаютъ съ большимъ числомъ особей.

Успѣхъ однократнаго отбора сомнителенъ также еще и по

другой причинѣ. Если, допустимъ, въ нашемъ примѣрѣ съ кроликами, хоть одна изъ выбранныхъ паръ дастъ однородное черное потомство, то изъ этого еще не слѣдуетъ, что о б а родителя гомозиготно-черны, такъ какъ исключительно черныхъ дѣтей произведетъ и всякая такая пара, у которой гомозиготнымъ является только о д и н ъ изъ родителей.

Если въ такомъ случаѣ полагаютъ, что получили чисто черную семью и въ виду этого размножаютъ ее въ дальнѣйшемъ путемъ спариванія ея членовъ между собой, то въ слѣдующемъ поколѣніи всегда можно ожидать появленія черныхъ, бурыхъ, желтыхъ и бѣлыхъ особей. Изъ этого видно, что отборъ такихъ паръ доставитъ намъ мало утѣшенія.

Однако, имѣется одинъ вполнѣ надежный путь, идя которымъ можно узнать, является ли данное животное гомозиготно или гетерозиготно черным. Для этого нужно только спаривать экспериментируемую черную особь съ бурой, желтой и бѣлой. Чтобы установить гомозиготно-ли черным является черный самецъ, спариваютъ его съ бурой, желтой и бѣлой самками, и если во всѣхъ трехъ случаяхъ получится т о л ь к о черное потомство, то, значитъ, самецъ гомозиготенъ. Такому испытанію можно подвергнуть и самку. Изслѣдуя такимъ путемъ большое количество особей, можно найти гомозиготнаго самца и гомозиготную самку, и спариваніемъ ихъ тотчасъ же получить вполнѣ константную расу.

Такой способъ требуетъ однако очень большого количества особей и очень много времени. Работать этимъ путемъ было-бы несомнѣнно наиболѣе цѣлесообразно, но это возможно лишь при одновременной наличности большого количества индивидовъ.

И здѣсь слѣдуетъ во всѣхъ случаяхъ выбирать экспериментируемыхъ животныхъ н е п о и х ъ **облику**, п о п о и х ъ **потомству**.

Если исходная смѣсь очень сложна, то и здѣсь въ большинствѣ случаевъ не удастся сразу же найти вполнѣ гомозиготное животное. Тогда слѣдуетъ выбирать для селекціи н а и м е н ѣ е гетерозиготныя особи и такъ, путемъ непрерывной работы на протяженіи нѣсколькихъ поколѣній, стараться получить, наконецъ, гомозиготныя животныя.

Здѣсь также несравненно легче бываетъ селекцировать чистую расу въ томъ случаѣ, когда желательныя свойства покоятся лишь на отсутствіи факторовъ. **Каждый** б ѣ л ы й кроликъ въ исходной смѣси въ нашемъ примѣрѣ имѣетъ константное бѣлое п о т о м с т в о.

Раціональный отборъ огромнаго большинства нашихъ домашнихъ животныхъ и культурныхъ растеній трудень вслѣдствіе того, что мы крайне мало знаемъ наслѣдственные факторы. Кто знаетъ растеніе столь же хорошо, какъ я *Antirrhinum majus* и нѣкоторые родственные ему виды, тому будетъ не трудно рѣшить, возможно ли, вообще, селекцировать сортъ опредѣленнаго роста, съ цвѣтами какой-нибудь опредѣленной формы, окраски, величины и т. д., и если да, то за какое время и какимъ путемъ это легче всего достигнуть.

Изъ нашихъ культурныхъ растеній нѣтъ ни одного, которое было-бы столь глубоко проанализировано въ указанномъ направленіи, какъ *Antirrhinum*, однако даже болѣе детальное изслѣдованіе такихъ растеній, какъ горохъ, пшеница, ячмень и другія — является лишь вопросомъ времени. Надъ анализомъ этихъ растеній усердно работаютъ многочисленные изслѣдователи, какъ, напр., Фрувиртъ (Fruwirth), Нильссонъ-Эле (Nilsson-Ehle), Шуллъ (Shull), Тединъ (Tedin), фонъ Чермакъ (von Tschermak) и др. Точный и основательный гибридологическій анализъ, разумѣется, будетъ всегда служить фундаментомъ для успѣшнаго дальнѣйшаго развитія селекціи.

Систематическая обработка и точный анализъ нашихъ культурныхъ растеній и домашнихъ животныхъ являются важнѣйшими задачами „прикладной“ науки о наслѣдственности, задачами, которыя, однако, могутъ-быть рѣшены только въ вполнѣ отвѣчающемъ своей цѣли и соотвѣтствующимъ образомъ оборудованномъ государственномъ институтѣ. Сама же селекція будетъ всегда служить задачей селекціонеровъ-профессіоналовъ. На подобіе того, какъ наши химическіе институты даютъ научный матеріалъ, служащій канвой для работъ химическихъ фабрикъ, государственные институты науки о селекціи будутъ доставлять научный матеріалъ для селекціонеровъ-практиковъ.

Наука о селекціи у насъ въ Германіи еще переживаетъ младенческую стадію; сильно опередили насъ въ этомъ отношеніи Соединенные Штаты. И это достойно сожалѣнія, такъ какъ до сихъ поръ Германія въ отношеніи селекціи сельскохозяйственныхъ культурныхъ растеній стояла несомнѣнно въ первомъ ряду. Методы селекціи, выработанные многочисленными селекціонерами-практиками хлѣбныхъ растеній, изъ которыхъ мы здѣсь назовемъ только Безелера (Beseler), фонъ Лохова (von Lochow), Римпау (Rimpau), Штейгера (Steiger) и Штрубе (Strube), во многихъ отношеніяхъ опередили теоретическія данныя. Такъ, напр., фонъ Лоховъ-Петкусъ (Lo-

chow-Petkus) уже въ серединѣ 90 годовъ положилъ въ основу отбора оцѣнку потомства отдѣльныхъ индивидовъ, т. е., еще задолго до подтвержденія этого пріема научными данными.

И если мы въ практической селекціи не хотимъ оставаться на точкѣ замерзанія, то слѣдуетъ озаботиться тѣмъ, чтобъ у насъ удѣляли больше вниманія наукѣ о селекціи, нежели это было до сихъ поръ.

Задачей соотвѣтствующихъ научно обставленныхъ государственныхъ учрежденій должны служить также опыты по селекціи съ такими растеніями и животными, селекція которыхъ не выгодна для профессіоналовъ. Какъ примѣръ назовемъ здѣсь плодоводство.

Дальнѣйшая задача, имѣющая, вѣроятно, очень большое практическое значеніе — это изслѣдованіе явленій мутацій, выясненіе того, можемъ-ли мы опредѣленными вліяніями извнѣ воздѣйствовать на возникновеніе мутацій и создать такимъ образомъ для искусственной селекціи новый матеріалъ для отбора. То, что мы теперь объ этомъ знаемъ, слишкомъ блѣдно для того, чтобы о немъ стоило даже говорить.

Лекція XV.

Нѣкоторые основные вопросы видообразованія въ свѣтѣ современнаго экспериментальнаго ученія о наслѣдственности.

Въ курсѣ нашихъ лекцій мы ознакомились съ нѣкоторыми важнѣйшими фактами и законами, добытыми съ помощью современныхъ экспериментальныхъ методовъ. Правда, здѣсь изложена лишь незначительная часть всего того, что въ настоящее время извѣстно: цѣлый рядъ вновь всплывшихъ важныхъ, но еще мало изслѣдованныхъ проблемъ, нами вовсе здѣсь не затронутъ, но я и не имѣлъ въ виду въ этомъ курсѣ иной цѣли, кромѣ той, чтобы ввести слушателя моихъ лекцій и читателя этой книги въ затронутую курсомъ область и побудить его къ чтенію все возрастающей спеціальной литературы.

Въ заключеніе мы постараемся лишь выяснить, въ какомъ свѣтѣ представляются намъ въ настоящее время основные вопросы в и д о о б р а з о в а н і я. Богатый матеріалъ послѣднихъ лѣтъ принуждаетъ насъ подвергнуть нѣкоторыя, уже пріобрѣвшія популярность представленія о видообразованіи самому строгому критическому анализу.

По вопросу объ образованіи видовъ имѣется, вообще говоря, очень мало э к с п е р и м е н т о в ъ, но зато вдоволь т е о р е т и ч е с к и х ъ спекуляцій. Теорій видообразованія можно насчитывать дюжинами. Мы не повторимъ ошибки многихъ, прибавляя къ старымъ, мало обоснованнымъ теоріямъ, еще одну такую же, а постараемся изслѣдовать, насколько нѣкоторыя важнѣйшія положенія старыхъ теорій въ силахъ противостоять новымъ экспериментальнымъ даннымъ.

Въ сущности въ основѣ всѣхъ болѣе серьезныхъ теорій видообразованія лежатъ два принципа, съ помощью которыхъ пытаются объяснить этотъ процессъ.

Первый изъ нихъ — **естественный отборъ**, второй — **наслѣдуемость пріобрѣтенныхъ признаковъ**.

Теорія отбора въ собственномъ смыслѣ выраженная впервые съ полной ясностью Дарвиномъ, имѣетъ двѣ предпосылки: первая, что всѣ организмы постоянно наслѣдственно „варіируютъ" и вторая — что число рождающихся организмовъ значительно больше того числа, какое можетъ существовать на поверхности земного шара. Изъ этого вытекаетъ принципъ борьбы за существованіе — „struggle for life", что въ свою очередь ведетъ за собой побѣду болѣе жизнеспособныхъ организмовъ — „survival of the fittest", т. е., естественную селекцію варіантовъ, превосходящихъ по своему достоинству, въ смыслѣ борьбы за существованіе, исходныя расы. Если при этомъ повторяемость и разнообразіе наслѣдственныхъ варіацій достаточно велики, то такой процессъ, естественно, долженъ вести къ прогрессивному дифференцированію и къ постепенно совершенствующейся приспособленности организмовъ къ условіямъ жизни.

Съ точки зрѣнія простоты, незначительности числа предпосылокъ и вспомогательныхъ гипотезъ, ученіе Дарвина является идеаломъ теоріи, стремящейся выяснить столь сложный процессъ, какъ видообразованіе, а особенно, столь загадочное явленіе, какъ телеологія, т. е., существованіе „цѣлесообразныхъ" признаковъ.

Допустимъ, что предположенія Дарвина правильны: тогда возникаетъ вопросъ: на самомъ ли дѣлѣ достаточна теорія отбора для разъясненія того, что она должна выяснить? Извѣстно, что на этотъ счетъ мнѣнія очень расходятся: есть много ботаниковъ и зоологовъ, которые вполнѣ отрицательно отвѣчаютъ на этотъ вопросъ и доказываютъ, что нельзя, напримѣръ, объяснить только естественнымъ отборомъ изъ произвольныхъ, не направленныхъ опредѣленно варіацій, столь сложныя образованія, какъ, напр., глаза у позвоночныхъ животныхъ или специфически приспособленный языкъ дятла. Разрѣшить этотъ вопросъ вполнѣ доказательно въ данное время мы не имѣемъ возможности, для этого понадобились бы очень продолжительные опыты, къ которымъ еще никто не осмѣлился даже приступить.

Поэтому, повѣривъ въ недостаточность теоріи естественнаго отбора, обратились къ поискамъ за иными принципами, въ надеждѣ найти въ созданной впервые Ламаркомъ теоріи наслѣдуемости пріобрѣтенныхъ индивидомъ въ теченіе жизни признаковъ, очень существенный факторъ прогрессивнаго развитія и усовершенствованія организмовъ.

На тему, какъ происходитъ въ частностяхъ это „пріобрѣтеніе" новыхъ, главнымъ образомъ, полезныхъ признаковъ, имѣется въ

сферѣ ламаркизма цѣлый рядъ теорій, извѣстныхъ подъ названіями: „функціональнаго ламаркизма", „психоламаркизма" и т. п. Общей для всѣхъ теорій ламаркизма является однако, предпосылка, что „пріобрѣтенные" признаки, т. е., измѣненія, появляющіяся у организмовъ вслѣдствіе различныхъ внѣшнихъ вліяній, всегда, или по крайней мѣрѣ, большею частью, наслѣдуются. Посмотримъ, однако, насколько это согласуется съ уже знакомыми намъ фактами.

Проанализируемъ прежде всего „наслѣдуемость пріобрѣтенныхъ признаковъ". Вопросъ, слѣдовательно, долженъ быть сформулированъ такъ: дали ли намъ новыя экспериментальныя работы такіе факты, которые мы должны понимать въ смыслѣ этой теоріи, какъ наслѣдуемость пріобрѣтенныхъ признаковъ? Этотъ вопросъ мы уже подробно разсматривали въ III лекціи и должны отнестись къ нему вполнѣ отрицательно. Всѣ наши экспериментальнымъ путемъ добытыя свѣдѣнія клонятся скорѣе къ тому, что указанные признаки или, по нашей терминологіи, модификаціи, не наслѣдуются. Дѣло въ томъ, что очень часто упускали изъ виду то обстоятельство, что модификація для своего полнаго развитія требуетъ опредѣленнаго **времени**, которое часто длится дольше, чѣмъ продолжительность одной генераціи!

Если мы пересадимъ одуванчикъ изъ равнины на альпійскія высоты, то, приблизительно по истеченіи года, будетъ уже закончена его модификація; если этому растенію дать расти еще дольше въ условіяхъ альпійскаго климата, то оно не будетъ уже больше измѣняться. Здѣсь, значитъ, модификація достигаетъ своего полнаго развитія въ предѣлахъ жизни одного индивида. Но когда Каммереръ (Kammerer, 195) попытался модифицировать свои саламандры культурой на желтомъ глиноземѣ такъ, чтобы распространеніе желтой окраски достигло возможнаго при данныхъ условіяхъ максимума, то для этого ему, насколько я могу судить по опубликованнымъ имъ результатамъ его опытовъ, потребовались, по крайней мѣрѣ, двѣ или даже три генераціи. И тѣмъ не менѣе подобное измѣненіе окраски является въ нашемъ смыслѣ только модификаціей. Наслѣдуемый признакъ у *Salamandra maculosa* не опредѣленная окраска и рисунокъ, но опредѣленная, — притомъ строго ограниченная способность модифицированія окраски. Для сужденія объ измѣненіи этой способности опыты Каммерера (Kammerer) не дали до сихъ поръ ника-

кихъ положительныхъ данныхъ. Возможно, что очень часто различія между мѣстными расами, или близко другъ къ другу стоящими видами, живущими при совершенно различныхъ условіяхъ, покоятся большею частью на модификаціяхъ, согласно чему становится возможнымъ путемъ культуры при одинаковыхъ условіяхъ сдѣлать объ родни тождественными между собой, будь это достигнуто, — какъ это бываетъ почти всегда у растеній, — въ теченіе одной генераціи, или, какъ это бываетъ у высшихъ животныхъ, и что для нихъ, быть можетъ, является правиломъ, только въ продолженіе двухъ или нѣсколькихъ генерацій. Такія модификаціи могутъ повести къ дифференцированію мѣстныхъ непостоянныхъ расъ, а не къ прогрессивному дифференцированію, не къ образованію дѣйствительно новыхъ признаковъ.

Со стороны рьяныхъ ламаркистовъ возможно, однако, одно возраженіе, что опредѣленный характеръ измѣнчивости, дѣйствовавшій всегда въ одномъ и томъ-же направленіи на **очень** многія генераціи, въ концѣ концовъ имѣетъ своимъ послѣдствіемъ наслѣдственное видоизмѣненіе самой способности къ модифицированію. Такъ какъ этотъ, какъ и противоположный взглядъ, еще не доказаны, то желающіе могутъ, слѣдовательно, еще и теперь считаться съ наслѣдственностью пріобрѣтенныхъ признаковъ, какъ съ существеннымъ факторомъ видообразованія, но они не должны упускать изъ виду, что въ такомъ случаѣ они имѣютъ дѣло съ совершенно недоказанной предпосылкой.

Вторая предпосылка, свойственная, по крайней мѣрѣ, большинству ламаркистскихъ теорій, въ широкомъ смыслѣ этого понятія, это та, что организмы обладаютъ способностью пріобрѣтать непосредственно „полезные новые признаки“, и что сама „потребность“ въ таковыхъ, выражаясь по Негели (Naegeli, 258), ихъ „непосредственно и вызываетъ.“ Эта, не поддающаяся дальнѣйшему разъясненію способность, согласно указанной теоріи, составляетъ общее свойство всѣхъ организмовъ.

Подобное объясненіе нельзя признать удовлетворительнымъ, такъ какъ какъ-разъ то, что само требуетъ объясненія, является въ данномъ случаѣ его исходной точкой. Взглядъ, что, вообще, всѣ организмы дѣйствительно обладаютъ способностью пріобрѣтать полезные признаки путемъ прямого воздѣйствія окружающей среды, безусловно неправиленъ. Замѣчательно то упорство, съ какимъ до настоящаго времени все еще иногда отстаивается этотъ взглядъ. Вѣроятно, причина этого

лежитъ въ томъ, что наблюденія, положенныя здѣсь въ основу, сами по себѣ вѣрны, выводы же, сдѣланные изъ нихъ, неправильны.

Что внѣшнія условія вызываютъ у многихъ растеній полезныя измѣненія въ анатомическомъ строеніи и т. д. — фактъ слишкомъ извѣстный всѣмъ ботаникамъ.

Если воспитывать мангровыя растенія въ обыкновенной, не содержащей соли почвѣ и обильно поливать ихъ водою, то они образуютъ листья съ тонкой кутикулой и съ неуглубленными порами устьицъ, между тѣмъ, какъ въ мѣстѣ ихъ естественнаго обитанія, въ соленой морской водѣ, гдѣ притокъ воды сильно затрудненъ, они защищены противъ сильнаго испаренія толстой кутикулой и сильно углубленными порами устьицъ. Итакъ, мы видимъ, что путемъ измѣненныхъ внѣшнихъ условій — достаточное водоснабженіе — эти растенія на самомъ дѣлѣ измѣняются въ выгодную для нихъ сторону. Такихъ примѣровъ можно насчитать сотни. Изъ этого-то и выводятъ заключеніе, что именно эта прямая способность приспособленія составляетъ присущее всѣмъ организмамъ свойство, не поддающееся дальнѣйшему объясненію, и что, подобно тому, какъ въ нашемъ примѣрѣ, путемъ прямого воздѣйствія среды создается цѣлесообразное приспособленіе, — тонкая кутикула, — такъ создается, вообще, то, что называютъ „приспособленностью“ организмовъ.

Подобный выводъ страдаетъ многими погрѣшностями и для насъ онъ непріемлемъ въ виду того, что мы не видимъ въ описанномъ видоизмѣненіи, которое претерпѣли мангровыя растенія, „возникновенія какого-нибудь новаго признака“, но только модификацію. Наслѣдственнымъ и характернымъ признакомъ нашего мангроваго растенія является не опредѣленная толщина кутикулы и форма щелей устьицъ, но лишь специфическій способъ реагированія, въ рамкахъ опредѣленныхъ границъ, на различныя внѣшнія вліянія посредствомъ опредѣленной толщины кутикулы и щелей устьицъ.

„Полезный признакъ“ заключается не въ опредѣленной толщинѣ кутикулы, но въ **способности образовывать**, въ зависимости отъ водоснабженія и т. д., болѣе или менѣе толстую кутикулу, которая при случаѣ превосходитъ своей толщиной таковую многихъ растеній.

Въ этомъ смыслѣ всѣ, вообще, полезные признаки являются въ сущности лишь **„выгодными способностями къ модифицированію“**. Съ особенной ясностью это выступаетъ у растеній, которыя, на подобіе растеній амфибій, принуждены расти то при однихъ, то при совсѣмъ другихъ условіяхъ. Если

культивировать *Ranunculus aquatilis* въ водѣ, то онъ образуетъ листья, строеніе которыхъ прекрасно приноровлено къ жизни въ водѣ, при культурѣ же на сушѣ онъ образуетъ листья, которые устроены вполнѣ выгодно для жизни въ воздухѣ. Значитъ, полезнымъ свойствомъ даннаго вида *Ranunculus* является не опредѣленная форма листьевъ, но опять таки его „способъ реагированія“, его характерная способность къ модифицированію. Въ данномъ примѣрѣ это выступаетъ наиболѣе наглядно, но въ сущности положеніе дѣлъ всюду то-же. „Приспособленіе“ организма состоитъ не въ опредѣленной его формѣ, окраскѣ, структурѣ и т. д., но всегда въ томъ, что онъ подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій можетъ выгоднымъ образомъ модифицироваться. Вопросъ о полезности пріобрѣтенныхъ признаковъ, слѣдовательно, сводится къ вопросу о томъ: какъ образовалась у организма способность выгоднаго **модифицированія?** Однако, именно на этотъ вопросъ, который только насъ и интересуетъ, теорія „прямого воздѣйствія“, психоламаркизмъ и т. д. никакого отвѣта не даютъ. Эти теоріи берутъ за данное, за исходное для объясненія, какъ-разъ то, что само-то и подлежитъ разъясненію!

Возвратимся теперь къ предпосылкамъ другой теоріи, къ теоріи естественнаго отбора, утверждающей, что всѣ организмы постоянно образуютъ, какъ матеріалъ для отбора, наслѣдственныя варіаціи.

Какъ матеріалъ для отбора эти варіаціи могутъ удовлетворять своему назначенію только въ томъ случаѣ, если онѣ появляются не очень рѣдко, а главное, если онѣ очень разнообразны. Дарвинъ самъ былъ глубоко убѣжденъ, что для отбора вполнѣ достаточно этихъ 2-хъ условій. Но съ тѣхъ поръ то, что онъ принималъ за наслѣдственныя варіаціи, за матеріалъ для отбора въ борьбѣ за существованіе, подверглось широкому анализу. Понятіе наслѣдственной варіаціи Дарвина представляетъ собой лишь собирательное имя, объединяющее совершенно различныя вещи, и въ настоящее время мы знаемъ, что отборъ такихъ варіацій можетъ имѣть различные результаты, смотря по тому, съ какой категоріей варіацій мы имѣемъ дѣло.

То, что Дарвинъ понималъ подъ словомъ „варіаціи“ можетъ быть раздѣлено на три категоріи, а именно:

1. У аллогамныхъ организмовъ, напр., у очень многихъ

растеній и въ частности ихъ „дикихъ“ видовъ, варіація въ смыслѣ Дарвина выражаетъ только то, что систематическая единица, обозначаемая нами, какъ видъ (species), въ дѣйствительности состоитъ изъ многочисленныхъ мельчайшихъ систематическихъ единицъ. Если мы видимъ, что, напр., нѣкоторые индивиды синезеленой водоросли *Oscillaria sancta* вполнѣ ясно наслѣдственно варіируютъ, то это объясняется присутствіемъ многочисленныхъ чистыхъ линій, входящихъ въ составъ взятыхъ нами водорослей. Если изолировать одну особь этой водоросли и подвергнуть ее размноженію, то полученная нами новая популяція будетъ совершенно лишена, за исключеніемъ единичныхъ мутацій, тѣхъ наслѣдственныхъ варіацій, присутствіе которыхъ раньше было очевидно.

2. У аллогамныхъ организмовъ наибольшее количество наслѣдственныхъ варіацій покоится на томъ, что мы называемъ варіаціями путемъ новыхъ комбинацій, т. е., на постоянномъ возникновеніи и исчезновеніи комбинацій менделирующихъ наслѣдственныхъ факторовъ.

3. У аллогамныхъ и автогамныхъ организмовъ небольшая часть наслѣдственныхъ варіацій, въ смыслѣ Дарвина, состоитъ изъ такъ называемыхъ мутацій, т. е., изъ наслѣдственныхъ варіацій, которыя обусловливаются не только новыми комбинаціями уже существующихъ различій, но и вновь возникающими различіями по неизвѣстнымъ, обыкновенно, намъ причинамъ.

Отсюда вытекаетъ вопросъ, каково дѣйствіе естественнаго отбора на эти три различаемыя категоріи наслѣдственной варіаціи?

Поясним это конкретнымъ примѣромъ.

Возьмемъ, напр., культуру овса, состоящую изъ большого количества различныхъ линій. Наши обыкновенные, неселекцированные сорта овса, высѣваемые хозяевами, представляютъ именно такую пеструю смѣсь многочисленныхъ, достигающихъ иногда нѣсколько сотенъ линій. По степени сопротивляемости къ грибнымъ заболѣваніямъ, ржавчинѣ и т. д. линіи эти рѣзко отличаются другъ отъ друга: отъ слабо воспріимчивыхъ линій до линій съ самой сильной воспріимчивостью имѣется цѣлый рядъ промежуточныхъ послѣдовательныхъ градацій.

Если, напр., въ мѣстности, гдѣ культивируется подобная смѣсь овса, наблюдалось, вслѣдствіе неблагопріятнаго состоянія погоды, нѣсколько лѣтъ подрядъ присутствіе ржавчины, то въ популяціи овса послѣдуетъ процессъ отбора. Индивиды, принадлежащіе къ сильно воспріимчивымъ къ ржавчинѣ линіямъ въ большинствѣ случаевъ погибнутъ, тѣ же, которые принадлежатъ къ

вполнѣ или почти что къ вполнѣ иммунным линіямъ, будутъ развиваться и размножаться, не претерпѣвъ почти никакихъ измѣненій. Слѣдствіемъ такого селекціоннаго процесса будетъ то, что, по истеченіи нѣсколькихъ лѣтъ, всѣ мало ржавчинноустойчивыя линіи вымрутъ, въ результатѣ чего оставшаяся популяція будетъ состоять изъ линій только очень слабо ржавчинновосприимчивыхъ. Этимъ предѣломъ ограничивается успѣхъ селекціи.

Тутъ селекція способствуетъ отбору наболѣе противостоящихъ ржавчинѣ линій, первоначально уже **имѣвшихся** въ популяціи, и если уже разъ была достигнута подобная изоляція, то всякая селекція, хотя-бы она продолжалась много дольше, будетъ безрезультатна, если только не появится мутація, съ помощью которой можетъ образоваться еще болѣе ржавчинноустойчивая линія.

Нѣсколько иначе протекаетъ процессъ естественнаго отбора въ томъ случаѣ, когда матеріалъ для отбора обусловливается варіаціей новыхъ комбинацій. Допустимъ, въ изолированной мѣстности, напр., на островѣ, имѣется популяція мышей, состоящая изъ разноцвѣтныхъ особей. Одна часть изъ нихъ коричневая, другая-же желтая. Если въ такой популяціи произойдетъ процессъ отбора, который, вслѣдствіе лучшей приспособленности желтыхъ мышей къ данной мѣстности, благопріятствуетъ этимъ послѣднимъ, то такой процессъ отбора довольно скоро приведетъ къ тому, что останутся только желтыя мыши, такъ какъ въ данномъ случаѣ **всѣ** желтыя животныя гомозиготны и будутъ производить только желтое потомство. Если всѣ темноокрашенные индивиды будутъ изъяты, то скоро останутся лишь одни гомозиготно-желтыя особи. Въ случаѣ появленія мутаціи, которая повлечетъ за собой исчезновеніе фактора D и или даже фактора A (ср. лекц. XI), можетъ возникнуть еще болѣе свѣтлая родня, однако, этимъ и ограничится дѣйствіе селекціи.

Картина селекціоннаго процесса рѣзко мѣняется въ томъ случаѣ, когда бо́льшей приспособленностью къ даннымъ условіямъ отличаются не самыя свѣтлыя, но самыя темныя мыши, когда, значитъ, путемъ естественнаго отбора будутъ устраняться болѣе свѣтлыя особи. Дѣйствіе селекціи будетъ при этомъ очень медленнымъ и не приведетъ къ константной гомозиготной коричневой расѣ. Это объясняется тѣмъ, что, если даже всѣ желтыя особи вымрутъ, то гетерозиготно коричневыя особи, способныя дать опять желтое потомство, не элиминируются. Правда, регулярно повторяющееся изъ генераціи въ генерацію уничтоженіе всѣхъ свѣтлыхъ особей, можетъ привести вскорѣ къ тому,

что преобладающее большинство всѣхъ оставшихся животныхъ будетъ темнымъ, чистая-же раса, состоящая исключительно изъ гомозиготно-темныхъ особей, пожалуй, всегда останется предметомъ безплодныхъ стараній. Причина этому та, что если между очень многими гомозиготно-темными животными имѣется лишь незначительное число гетерозиготныхъ, то случаи спариванія двухъ особей, которыя были бы обѣ гетерозиготны и дали свѣтлое, впослѣдствіи элиминирующееся потомство, очень рѣдки. Обыкновенно-же, гетерозиготныя животныя спариваются съ гомозиготно-темными и воспроизводятъ исключительно темное потомство, состоящее, однако, наполовину изъ гетерозиготовъ.

Независимо отъ интенсивности селекціоннаго процесса, при такихъ условіяхъ можно будетъ въ большинствѣ случаевъ добиться лишь того, что полученная популяція будетъ состоять только изъ преобладающаго количества гомозиготно-темныхъ животныхъ и кромѣ того опредѣленнаго % гетерозиготныхъ животныхъ. Даже послѣ селекціи, длившейся въ теченіе нѣсколькихъ генерацій, будутъ отъ времени до времени обнаруживаться свѣтлыя животныя, именно тогда, когда случайно спаривались 2 гетерозиготныя особи. Если при этомъ путемъ мутаціи не образуются со временемъ болѣе темные индивиды, то подобный селекціонный процессъ, вообще, не дастъ такихъ животныхъ, которыя своею темною окраскою превосходили бы самыхъ темныхъ животныхъ, бывшихъ уже въ началѣ селекціи. Отсюда, мы видимъ, что селекція въ популяціяхъ, какъ автогамныхъ, такъ и аллогамныхъ организмовъ, можетъ привести въ лучшемъ случаѣ только къ изоляціи родни, уже существовавшей въ началѣ процесса. Иными словами, годнаго для отбора матеріала, способнаго къ прогрессивному развитію, не могутъ дать только что разсмотрѣнныя нами двѣ категоріи наслѣдственныхъ варіацій. Условіемъ, гарантирующимъ намъ продолжительный успѣхъ селекціоннаго процесса и постоянно прогрессирующее развитіе, является только появленіе дѣйствительно новыхъ наслѣдственныхъ варіацій, т. е., по нашей терминологіи, мутацій.

Такимъ образомъ, само значеніе теоріи отбора сводится къ рѣшенію вопроса о мутаціяхъ, именно вопроса о томъ, достаточно или недостаточно часто происходятъ мутаціи, чтобы способствовать дѣятельному селекціонному процессу: появляются ли мутаціи настолько часто и въ такомъ разнообразіи, чтобы, играя роль матеріала для „естественнаго отбора“, обезпечить собою раз-

витіе организмовъ въ опредѣленномъ и болѣе выгодномъ направленіи? Этотъ вопросъ пока остается открытымъ, такъ какъ свѣдѣнія наши относительно частоты мутацій равняются приблизительно нулю. Число найденныхъ въ нашихъ опытахъ мутацій, на что уже указывалось въ XI лекціи, намъ ничего существеннаго не даетъ. Возможно, даже очень вѣроятно, что небольшія мутаціи, модификаціонныя кривыя которыхъ трансгредируютъ съ таковыми исходныхъ расъ, нами въ большинствѣ случаевъ безсознательно упускаются изъ виду. Широко поставленные опыты количественнаго характера по изученію мутацій — очень важный вопросъ въ разработкѣ и построеніи экспериментальнаго ученія о видообразованіи.

Помимо этихъ основныхъ вопросовъ, многіе частные вопросы ученія о видообразованіи выступаютъ въ настоящее время также въ совершенно иномъ свѣтѣ. Сущность и значеніе полового размноженія получаетъ совершенно иное освѣщеніе уже благодаря признанію, что любой внѣшній признакъ, какъ-то: цвѣтъ волосъ у животныхъ, форма цвѣтка и т. п., зависитъ отъ весьма многочисленныхъ наслѣдственныхъ факторовъ, каковые и возникаютъ, и исчезаютъ черезъ мутацію, независимо другъ отъ друга, и также независимо наслѣдуются. Если у индивида, размножающагося автогамно или безполымъ путемъ, возникаетъ или исчезаетъ какой-нибудь наслѣдственный факторъ, то этимъ въ качествѣ новаго матеріала для отбора дается лишь одна единственная наслѣдственная варіація, тогда какъ у аллогамно размножающагося вида, путемъ комбинаціи новой родни со всѣми уже ранѣе существовавшими старыми роднями, получается огромное количество новыхъ варіацій. Этимъ путемъ количество уже имѣвшихся на лицо варіацій въ сущности удваивается, а внѣшніе признаки, какъ, напр., опредѣленная окраска цвѣтовъ, будутъ впредь зависѣть всегда отъ нѣсколькихъ наслѣдственныхъ факторовъ. Предположимъ, что красная окраска цвѣтовъ окажется выгодной для какого-нибудь автогамнаго вида, какъ, напр., фасоли; мы же имѣемъ популяцію фасоли, обладающую только бѣлыми цвѣтами, у которой отсутствуютъ 3 фактора красной окраски. Въ такой бѣлой популяціи только съ помощью мутаціи можетъ возникнуть въ какомъ-либо растеніи одинъ изъ факторовъ красной окраски, въ другомъ — другой, а въ третьемъ растеніи — третій. Всѣ эти мутаціи не вызовутъ однако новыхъ

измѣненій окраски цвѣтовъ. Если же подобное положеніе вещей наблюдалось бы у аллогамнаго вида, то вслѣдствіе скрещиванія и образованія новыхъ комбинацій наслѣдственныхъ факторовъ уже, навѣрное, хотя бы разъ, всѣ три фактора, возникшіе даже въ совершенно различныхъ индивидахъ, встрѣтились-бы въ одномъ индивидѣ. У автогамнаго вида красная окраска цвѣтовъ возникла-бы только въ томъ случаѣ, если бы въ одной и той-же родинѣ одновременно или послѣдовательно имѣли бы мѣсто всѣ три мутаціи. Изъ этого ясно, что аллогамные организмы имѣютъ больше шансовъ на возникновеніе такого новаго признака.

Далѣе, аллогамные организмы, подверженные вліянію естественнаго отбора, должны проявлять гораздо большую **„пластичность“**. Сейчасъ мы услышимъ, что мы подъ этимъ подразумѣваемъ. Если въ имѣющейся у насъ популяціи, состоящей изъ многочисленныхъ чистыхъ линій какого-нибудь **автогамнаго** растенія, напр., у фасоли, имѣющей различную окраску цвѣтовъ, возникнетъ интенсивный селекціонный процессъ въ сторону красной окраски, то этимъ очень скоро достигнется изоляція чистой линіи съ красными цвѣтами, которая будетъ константной, если только черезъ мутацію не возникнутъ безцвѣтные индивиды. Если же измѣнятся внѣшнія условія и интенсивная селекція послѣдуетъ въ другомъ направленіи, напр., въ сторону бѣлыхъ цвѣтовъ, то оставшіяся только красныя линіи **не представятъ** собой уже матеріала для отбора и видъ можетъ исчезнуть.

Иное положеніе дѣлъ у **аллогамнаго** вида. Независимо отъ степени интенсивности процесса, продолжавшагося, хотя бы въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ, чистая раса, т. е., изоляція чистой **гомозиготной** расы, здѣсь вполнѣ не будетъ достигнута.

Припомнимъ недавно описанный опытъ съ коричневыми и желтыми мышами. Если бы даже въ продолженіе десятковъ лѣтъ желтыя животныя подвергались уничтоженію, т. е., селекція была направлена на коричневый волосяной покровъ, то все-же, вопреки всему этому, гетерозиготныя животныя еще сохранятся; если же условія измѣнятся въ благопріятную сторону для желтыхъ животныхъ, то черезъ естественный отборъ изъ мышинаго населенія, кажущагося по внѣшнему облику гомогеннымъ, можетъ развиться желтая раса. Только въ томъ случаѣ, когда селекціруемый признакъ покоится исключительно на отсутствіи наслѣдственныхъ факторовъ, естественный отборъ можетъ привести къ вполнѣ

константной расѣ даже у аллогамныхъ организмовъ, но это бываетъ очень рѣдко.

Таковы выводы съ точки зрѣнія нашихъ современныхъ знаній, выводы которые каждый изъ Васъ имѣетъ возможность сдѣлать самостоятельно. Я удержусь здѣсь отъ лишнихъ подробностей, въ особенности отъ теоретическихъ деталей.

Какъ-разъ къ ученію о видообразованіи относится положеніе, высказанное Іоганнсеномъ (Johannsen, 1910) по поводу ученія о наслѣдственности. Мы воспользуемся имъ, какъ заключеніемъ нашего „Введенія“ и какъ программой для будущаго:

„Treatment — mathematical, philosophical and fantastical may be disputable; what we want in much higher degree than commonly admitted — are well analysed pure and clear elementary premises“.

Иными словами: больше экспериментовъ и меньше теоріи — вотъ девизъ ближайшаго времени.

Литература.

Дальнѣйшимъ введеніемъ въ затронутую нами область можетъ служить прежде всего превосходная книга Іоганнсена (Johannsen): „Elemente der exacten Erblichkeitslehre (Jena. Fischer. 1909). Весьма обстоятельной разработкѣ „менделизма“, т. е. законовъ расщепленія гибридовъ, посвящена книга Бетсона (Bateson): „Mendels Principles of Heredity“. (Cambridge University Press. 1909).

Нижеслѣдующій списокъ литературы ни въ коемъ случаѣ не претендуетъ на полноту. Цѣль его — дать лишь начальную ориентировку въ литературѣ. Для каждаго, кто заинтересовался бы какимъ-либо спеціальнымъ вопросомъ, при помощи нижеуказываемой литературы не трудно будетъ уже найти и спеціальную литературу по любому вопросу, въ особенности литературу болѣе старыхъ авторовъ.

Съ 1908 года литература, касающаяся вопросовъ наслѣдственности и видообразованія, весьма тщательно приводится въ журналѣ „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ (Berlin. Bornträger), выходящемъ выпусками приблизительно по 4 раза въ годъ.

(Объясненіе нѣкоторыхъ сокращеній см. стр. 330).

1) Ackermann, A. Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereines für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. Bd. **42** 1896/1897. S. 103—121. II. Wirbeltiere. Bd. **43** 1897/1898. S. 1—79.
2) Babák, Edward. Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. A. f. Entwmech. **21** 1906. S. 611.
3) Balls, W. L. Studies in Egyptian Cotton. Yearb. Agric. Soc. Cairo 1907.
4) Barber, M. A. On heredity in certain Microorganisms. Kansas University. Science Bull. **4** 1907. Nr. 1.
5) Barfurth, D. Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. I. Mitteilung. Der Einfluss der Mutter. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. O. **26** 1908. S. 631. II. Mitteilung. Der Einfluss des Vaters, ebenda **27** 1909. S. 653.
6) Bateson, W. Note on the resolution of compound characters by cross-breeding. Proc. Cambridge Phil. Soc. **12** 1902. S. 50.
7) Bateson, W. The present state of knowledge of colour heredity in mice and rats. Proc. Zool. Soc. **2** 1993. S. 71.

8) Bateson, W. The progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. Progressus rei Botanicae. **1** 1906. S. 368.
9) — An adress on Mendelian heredity and its application to Man. Brain **29** 1906. S. 157.
10) — Trotting and Pacing: Dominant and Recessive? Science N. S. **26** 1907. S. 908.
11) — Mendels Principles of Heredity. Cambridge University Press, 1909.
12) Bateson, W. and Gregory, R. P. On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. B., **76** 1905. S. 581.
13) Bateson, W. and Punnett, R. C. The Heredity of Sex. Science, N. S. **27** 1908. S. 785—787.
14) Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C., Durham, T. M. Doncaster, L., Marryat, D. C. E. u. a. Reports of the Evolution Committee of the Royal Society. London, Harrison a. Sons. Rep. I 1902. Rep. II 1905, Rep. III 1906, Rep. IV 1908, Rep. V 1909.
15) Baur, E. Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. Kgl. preuss. Akad. Wissensch. Berlin. 1906. S. 11.
16) — Über infektiöse Chlorosen bei Ligustrum, Laburnum, Fraxinus, Sorbus und Ptelea. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **25** 1907. S. 410.
17) — Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus. Ber. Deut. Bot. Ges. **25** 1907. S. 442. u. Zt. f. indukt. Abstammung u. Vererbungslehre, I. 1908, S. 124.
18) — Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte z. Med. Klinik. 1908, IV. S. 265.
19) — Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort" von Pelargonium zonale. Zeitsch. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **1** 1909. S. 330—351.
20) — Pfropfbastarde, Periclinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutch. Botan. Ges. **27** 1909. S. 603—605.
21) — Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. Zeitschr. Abst. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 34—98.
22) — Pfropfbastarde. Biolog. Zentralblatt. **30** 1910. S. 497—514.
23) — Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei Melandrium, Antirrhinum und Aquilegia. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre. **4** 1910. S. 81.
24) Beijerinck, M. W. Über die Entstehung von Cytisus purpureus aus Cytisus Adami. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. **26 a** 1908. S. 137—142.
25) Beseler, O. Erfahrungen in der Getreidezüchtung. Jahrbuch d. Deutsch. Landwirtschaftsgesellschaft 1909. S. 189.
26) Biffen, R. H. Mendels laws of inheritance and Wheat breeding. Journ. Agric. Sci. **1** 1905.
27) — Studies in the inheritance of disease-resistance. Journ. agric. Sci. **2** 1907. S. 109.
28) — The Hybridisation of Barleys. Ibid. **2** 1907. S. 183.
29) — On the inheritance of strength in Wheat. Journal Agric. Sci. 1909. S. 86.
30) Bitter, G. Dichroismus und Pleochroismus als Rassencharaktere. Festschrift für Ascherson. Berlin (Borntträger) 1904.
31) — Oxalis stricta L. var. decumbens n. var., eine Mutation. Abh. Naturw. Vereins Bremen. **19** 1908. S. 298—300.
32) — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **27** 1909. S. 120.

33) Blakeslee, A. F. The biologieal signifieance and eontrol of sex. Seience N. S. **25** 1907. S. 366.
34) Blaringhem, L. Reeherehes sur les hybrides d'Orges. Compt. rend. Ac. Se. Paris. **146** 1908. S. 1293—1295.
35) — Mutation et traumatismes. Étude sur l'évolution des formes végétales. Paris. 1908. 8°. S. 248.
36) — Sur les hybrides d'Orges et la loi de Mendel. C. R. Ac. Se. Paris. **148** 1909. S. 854—857.
37) Bonnier, C. Reeherehes expérimentales sur l'adaption des plantes au elimat alpin. Ann. d. sciene. nat. Botanique. Ser. 7. T. 20.
38) — Influenee de la lumière éleetrique eon'inue sur la forme et la strueture des plantes. Revue gén. de Botan. **7** 1896.
39) Boveri, Th. Ein gesehleehtlieh erzeugter Organismus ohne mütterliehe Eigensehaften. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München. **5** 1889.
40) — Über die Befruchtungs- und Entwieklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Mögliehkeit ihrer Bastardierung. A. f. Entwm. **2** 1896. S. 393—443.
41) — Über den Einfluss der Samenzelle auf die Larveneharaktere der Eehiniden. A. f. Entwm. **16** 1903. S. 340.
42) — Die Entwieklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. (Zellen-Studien, Heft 6). Jena (Fiseher) 1907.
43) — Über Beziehungen des Chromatins zur Gesehleehtsbestimmung. Sitz.-Ber. Phys. Med. Gesellseh. Würzburg. 1908/09.
44) Brainerd, E. Hybridism in the genus Viola. Rhodora. **6** 1904. S. 213.
45) — Pt. II. Ibid. **8** 1906. S. 6.
46) — Pt. III. Ibid. **8** 1906. S. 49.
47) — Mendel's Law of Dominanee in Viola. Ibid. **9** 1907. S. 211.
48) — The behaviour of the seedlings of eertain violet hybrids. Seienee, N. S. **25** 1907. S. 940.
49) Burckhardt, F. Über Farbenblindheit. Verh. d. Naturf. Ges. Basel. Bd. 1873. S. 566.
49a) Burk, A. Mutation bei einem der Koligruppe verwandten Bakterium. Areh. f. Hygiene. **65** 1908. S. 235.
50) Buder, J. Studien an Laburnum Adami. Ber. Deutshe Bot. Ges. **28** 1910. S. 188—192.
51) Castle, W. E. The heredity of „Angora" Coat in Mammals. Seienee, N. S **28** 1903. S. 760.
52) — The Heredity of Sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. **40** 1903.
53) — Heredity of Coat Charaeters in Guinea-pigs and Rabbits. Carnegie-Instit. of Washington. Publ. No. 23. 1905.
54) — Yellow Miee and Gametic Purity. Seience, N. S. **24** 1906. S. 275.
55) — The Origin of a Polydaetylous Race of Guinea-pigs. Carnegie-Instit. of Washington. Publ. 49 1906.
56) — On a Case of Reversion indueed by Cross-Breeding and its Fixation. Scienee, N. S. **45** 1907. S. 151.
57) — Colour-varieties of the Rabbit and of other Rodents. Seienee, H. S. **26** 1907. S. 287.
58) — A Mendelian view of sex-heredity. Science, N. S. **29** 1909. S. 395—400.

59) Castle, W. E. and Allen, G. M. The Heredity of Albinism. Proc. Am. Ac. Arts and Sci. **38** 1903. S. 603.

60) Castle, W. E. and Forbes, A. Heredity of Hair-length in Guinea-pigs and its bearing on the theory of pure Gametes. Publ. Carnegie Instit. Washington. No 49. 1906.

60a) Castle, W. E. and Little, C. C. On a modified mendelian ratio among yellow mice. Science, N. S. **32** S. 768.

61) — with Carpenter, Clark, Mast and Barrows. The effects of inbreeding, crossbreeding and selection upon the fertility and variability of Drosophila. Proc. Am. Acad. of Arts and Sci. **41** 1906.

62) — in collab. with. Walter, Mullenix and Cobb. Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie - Institution - Publications, Washington. No. 114. 1909.

63) Correns, C. Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **17** 1899. S. 410.

64) — G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **17** 1900. S. 158.

65) — Über Levkoyenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. Bot. Zentr.-Bl. **84** 1900. S. 97.

66) — Gregor Mendels „Versuche über Pflanzenhybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. Bot. Ztg. **58** 1900. S. 230.

67) — Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica. Heft 53. 1901.

68) — Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **19** 1901. S. (71).

69) — Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **20** 1902. S. 159.

70) — Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **20** 1902. S. 594.

71) — Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. Bot. Ztg. **60** 1902. S. 66.

72) — Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 133.

73) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. **21** 1903. S. 195.

74) — Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 202.

75) — Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 517.

76) — Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 506.

77) — Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** 1905. S. 452.

78) — Einige Bastardierungsversuche mit anormalen Sippen und ihre allgemeineren Ergebnisse. Jahrb. f. wissensch. Bot. **41** 1905. S. 458.

79) — Über Vererbungsgesetze. Vortrag. Berlin, Borntraeger. 1905.

80) Correns, C. Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli. Abh. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Cl. 29 1905. S. 189.
81) — Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Zweite Mitteilung über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **23** 1905. S. 70.
82) — Ein Vererbungsversuch mit Dimorphotheca pluvialis. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1906. XXIV. S. 162.
83) — Die Vererbung der Geschlechtsformen bei gynodiöcischen Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **24** 1906. S. 459.
84) — Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot. **44** 1907. S. 124.
85) — Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin und Leipzig, Borntraeger. 1907.
86) — Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **45** 1908. S. 661.
87) — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26 a** 1908. S. 686.
88) — Vererbungsversuche mit blass- (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera u. Lunaria annua. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **1** 1909. S. 291—329.
89) — Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **2** 1909. S. 331.
90) — Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreift blühenden Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. **28** 1910. S. 418.
91) Coutagne, G. Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. Bull. sci. France et Belgique. **36** 1902.
92) Cramer, P. J. S. Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. Naturk. Verhandl. v. d. Hollandsche Maatsch. d. Wet. Haarlem. 3. Verz., Deel VI. 3. Stuck. Harlem 1907.
93) Crampe. Zucht-Versuche mit zahmen Wanderratten. Landwirtsch. Jahrb. **12** 1883, S. 389 und **13** 1884, S. 699.
94) Cuénot, L. La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. 1902.
95) — 2me note. Ibid. 1903.
96) — 3me note. Ibid. 1904.
97) — 4me note. Ibid. 1905.
98) — 5me note. Ibid. 1907.
99) — Un paradoxe héréditaire chez les souris. Bull. Mens. de la Réunion Biol. de Nancy. 1904. S. 1050.
100) — Sur quelques anomalies apparentes des proportions Mendéliennes. Arch. d. Zool. exp. et gén. Notes et Revue. 1908/09.
101) Daniel, L. La variation dans la greffe et l'hérédité des charactères acquis. Ann. des Sciences. Nat., Botan. S. VIII T. 8. 1899.
102) Darbishire, A. D. On the result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with especial Reference to their Starch Grains. Proc. Roy. Soc. B. **80** 1908. S. 122.
103) — Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European Albino Races. Biometrika. **2** 1902. S. 101; ebenda **3**. S. 1.

104) Davenport, C. B. Colour inheritance in Mice. Wonderhorses and Mendelism. Science, N. S. **19** 1904. S. 110.
105) — Origin of black Sheep in the Flock. Science, N. S. **22** 1905. S. 674.
106) — Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Inst., Nr. 52 1907.
107) — Determination of Dominance in Mendelian Inheritance. Proc. Amer. Phil. Soc. **47** 1908. S. 59.
108) — Degeneration Albinism and Inbreeding. Science, N. S. **28** 1908. S. 454.
109) — Inheritance im Canaries. Publ. Carnegie Inst. Washington, Nr. 95. 1908.
110) Davenport, C. B. and Davenport G. C. Heredity of Eye-Colour in Man. Science. N. S. **26** 1907. S. 589.
111) — — Heredity of Hair-form in Man. Amer. Nat. **42** 1908. S. 341.
111a) — — Heredity of skin pigmentation in man. Americ. Natural. **44** 1910. S. 641.
112) Detto, C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem usw. Jena 1904.
113) Doncaster, L. On the Inheritance of Tortoiseshell and Related Colours in Cats. Proc. Camb. Phil. Soc. **13** 1904. S. 35.
14) — On the Inheritance of Coat Colour in Rats. Proc. Camb. Phil. Soc. **13** 1905. S. 215.
115) — Sex inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Rep. Evol. Comm. IV. 1908.
116) — Recent work on the determination of sex. Science Progress. 1909. S. 90—104.
117) Doncaster. L. and Marshall, F. H. A. The effect of one-sided Ovariotomy on the sex of the offspring. Journ. of Genetics. **1** 1910. S. 70.
118) Doncaster, L. and Raynor, G. H. Breeding experiments with Lepidoptera. Proceed. Zool. Soc. London. **1**. 1906. S. 125.
119) Dorfmeister, G. Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark. 1863/64.
120) — Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklung-perioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda. 1864.
121) — Über den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark. 1879.
122) Drinkwater, H. An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28** 1908. S. 35.
123) Durham, F. M. A Preliminary Account of the Inheritance of Coat-colour in Mice. Rep. Evol. Comm. IV. 1908. S. 41.
124) Durham, T. M. and Marryat, D. C. E. Inheritance of sex in Canaries. Rep. Evol. Comm. IV. 1908.
125) East, E. M. The Relation of Certain Biological Principles to Plantbreeding. Bull. 158 Connecticut Agric. Exp. Station. 1907.
126) — A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. The Americ. Natural. **44** 1910. S. 65—82.
127) Edler, W. Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühlings Landw. Zeitschr. **57** 1908. S. 170.
128) Ehrlich, P. Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Ztsch. f. Hygiene und Infektionskrankheiten. **12** 1892. S. 183.
129) Emerson, R. A. Preliminary Account of Variation in Bean Hybrids.

15th. Ann. Rep. Nebraska Agric. Exp. Station. 1902. S. 30. Heredity in Bean Hybrids. 17th. Ann. Rep. of Nebraska Agric. Exp. Station 1904. S. 33.

130) Emerson, R. A. Factors for mottling in beans. Ann. Rpt. Amer. Breed. Ass. **5** 1909 S. 368—376.

131) Engelmann, Th. W. Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillarien. Nach Versuchen von N. Gaidukow. Verhandl. physiol. Gesellsch. Berlin 1902/03.

132) Farabee, W. C. Inheritance of Digital Malformations in Man. Papers of Peabody Mus. of Am. Arch. and Ethn. Harvard Univ. **3** 1905. S. 69.

133) Federley, H. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für Palmèn. Helsingfors. 1905.

134) Fick, R. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. **16** 1907. S. 1.

135) Fischer, E. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. **6** 1901. S. 49—51, 363—381. — Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie **4** 1907. S. 761—792.

136) Focke, W. O. Die Pflanzenmischlinge. Berlin. 1881.

137) Fruwirth, C. Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. Rass. Ges. Biol. **6** 1909. S. 433—469.

138) — Die Entwicklung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Progressus rei botanicae. **3** Jena. 1909. 259—330.

139) — Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin, (P. Parey). 1910.

140) Gärtner, C. F. v. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.

141) Gaidukow, N. Weitere Untersuchungen über den Einfluss farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **21** 1903. S. 484.

142) Galloway, A. R. Canary breeding. Biometrica. **7** 1909. S. 1.

143) Galton, Francis. Natural Inheritance. London, Macmillan. 1889.

144) Gates, Reginald Ruggles. Hybridization and germ cells of Oenothera mutants. Botan. Gazette. **44** 1907. S. 1.

145) — The behaviour of chromosomes in Oenothera lata × O. gigas. The Botan. Gazette. **48** 1909. S. 179—199.

146) — The stature and chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. f. Zellforschung. **3** 1909. S. 525—552.

146a) — Studies on the Variability and Heritability of Pigmentation in Oenothera. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre. **4** 1910. S. 337.

147) Giard, A. Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Comptes rend. de la société de biolog. **25** 1903.

148) Godlewski, E. jun. Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. A. f. Entwm. **20** 1906. S. 579—643.

149) — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft **9** der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. Leipzig, Engelmann, 1909.

150) Godron, A. Des hybrides végétaux. Annales des sciences naturelles. 4. ser. T. **19** 1863. S. 125.

151) Goebel, R. Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig 1908. 8°. 260 S.
152) — Organographie der Pflanzen. Bd. 1 1898; 2 1900.
153) Goodale, H. D. Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science N. S. 29 1909. S. 1004.
154) Gossage, A. M. The inheritance of certain human abnormalities. Quart. Journ. Med. 1908. S. 331.
152) Guaita, G. von. Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. Ber. Naturf.-Ges. Freiburg. 10, 11 1898, 1900.
156) Haake, W. Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. 21 1906.
157) Haecker, V. Über die neuen Ergebnisse der Bastardlehre, ihre zellengeschichtliche Bedeutung und ihre Bedeutung für die praktische Tierzucht. Archiv f. Rassen u. Gesellsch. Biologie. 1 1904. S. 321.
158) — Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl. 7 1904. S. 161.
159) — Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergeb. und Fortschritte d. Zool. 1. Jena (Fischer) 1907.
160) — Über Mendelsche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz. 31 1907. S. 99.
161) — Über Axolotlkreuzungen. 2. Mitt. Verhandlungen der Deutsch. Zool. Gesellsch. 1908. S. 194—205.
162) — Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Ztschr. f. Abst. u. Vererbungslehre. 3 1910. S. 181—200.
163) Hagedoorn, A. L. Origin of two new retrogressive varieties by one Mutation in Miec. Univ. California Publications in Physiol. 87 1908.
164) — On the Purely Motherly Character of the Hybrids produced from the Eggs of Strongylocentrotus. A. f. Entwm. 27 1909. S. 1—21.
165) — Inheritance of yellow coat-colour in rodents. Univ. of Calif. Public. Physiology. 1909.
166) — Mendelian Inheritance of Sex. A. f. Entwm. 28 S. 1—34. 1909.
167) Hanel, E. Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea-Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 43 1907. S. 311.
168) Hansen, E. Ch. Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. Zentralbl. f. Bakt. und Paras. 15 1905. S. 353.
169) — Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. Zweite Mitt. Zentralbl. f. Bakt. und Paras. II. Abt. 18 1907. S. 577.
170) Hedlund. Om artbildning ur bastarder. Botaniska Notiser. 1907. S. 27.
171) Heider, K. Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versamml. Deutsch. Naturforscher u. Ärzte. Jena, 1906.
172) Henking, H. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocorris apterus. Ztschr. wiss. Zoolog. 51 1891.
173) Herbst, Curt. Vererbungsstudien I—IV. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 21, 22, 24, 27. 1906—1909.
173a) Heuer, W. Pfropfbastarde. Gartenflora. 59 1910. S. 434—438.
174) Hurst, C. C. Notes on some experiments in Hybridisation and Cross-Breeding. Journ. R. Hort. Soc. 24 1900. S. 90.
175) — Mendels „Law" applied to Orchid Hybrids. Ibid. 26 1901 and 27 1902.
176) — Mendels Principles applied to Wheat Hybrids. Ibid. 27 1903. pt. 4.
177) — Experiments in the Heredity of Peas. Journ. Roy. Hortic. Society. 28 1904. S. 483.

178) Hurst, C. C. Experiments with Poultry. Rep. Evol. Comm. II. 1905. 2. S. 131.
179) — Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Linn. Soc. Journ. Zool. **29** 1905. S. 283.
180) — On the Inheritance of Coat-Colour in Horses. Proc. Roy. Soc. **77** 1906. S. 388.
181) — Mendelian Characters in Plants and Animals. Rep. Conf. on Genetics, R. Hortic. Soc. London 1906. S. 114.
182) — On the Inheritance of Eye-colour in Man. Proc. Roy. Soc. **80** 1908. S. 85.
183) — Mendels Law of Heredity and its application to Man. Leicester Lit. Phil. Soc. Trans. **12** 1908. S. 35.
184) Jacobson, Edw. Beobachtungen über den Polymorphismus von Papilio Memnon. Tijdschr. voor Entomolog. **52** 1909. S. 125—157.
185) Jennings, H. S. Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 1. Journ. expt. Zoology 1908. S. 577—632.
186) — Heredity and Variation in the simplest Organisms. American Naturalist. **43** 1909. S. 322—337.
187) — Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation of size and form in Paramaecium, with studies of growth, environmental action and selection. Proc. American Philos. Soc. **47** 1908. S. 393—546.
188) — Experimental evidence on the effectiveness of selection. American Naturalist. **44** 1910. S. 136—145.
189) Johannsen, W. Über Erblichkeit in Populationon und in reinen Linien. Jena 1903 (Fischer).
190) — Does hybridisation increase fluctuating variability? Hybrid Conference Report. 1906. S. 98.
191) — Über Knospenmutation bei Phaseolus. Zt. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. **1** 1908. S. 1.
192) — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909 (Fischer).
193) Jordan, A. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass. franç. Avanc. des Sciences. Lyon 1873.
194) Iwanoff, E. J. Über künstliche Befruchtung von Säugetieren. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. **23** 1903. S. 640.
195) Kammerer, Paul. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. und 2. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. A. f. Entwm. **25** 1907.
196) — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. A. f. Entwm. **28** 1909. S. 447—545.
197) Keeble, F., Pellew, C. and Jones, W. W. The Inheritance of peloria and flower colour in foxgloves (Digitalis purpurea). The New Phytolog. **9** 1910. S. 68—77.
198) Keeble, F. and Pellew, Miss C. White flowered varieties of Primula sinensis. Journal of Genetics. **1** 1910. S. 1.
199) — — The mode of inheritance of stature and time of flowering in Peas (Pisum sativum). Ibidem **1** 1910. S. 47.
200) Kellog, O. L. Inheritance in Silkworms I. Leeland Standford junior University Public. Nr. 1. 1908.
201) Klebahn, H. Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin. 1904.

202) Klebs, G. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena. 1903.
203) — Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentrabl. **24** 1904. S. 257.
204) — Über Blütenvariationen. Jahrb. f. wiss. Bot. **42** 1905.
205) — Studien über Variation. Archiv für Entwicklungsmechanik. **24** 1907. S. 29.
206) — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitz.-Ber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. 1909.
207) Koelreuter, J. G. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Nebst Fortsetzung 1, 2 und 3 (1761—1766) in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Leipzig 1893. Nr. 41.
208) Korschinsky. Heterogenesis und Evolution. Flora. Ergänzungsbd. 1901. S. 240.
208a) Kowalenko, A. Studien über sogenannte Mutationserscheinungen bei Bakterien unter besonderer Berücksichtigung der Einzellenkultur. Ztschr. Hygiene und Infektionskrankheiten. **66** 1910. S. 277.
209) Kupelwieser, Hans. Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. A. f. Entwm. **27** 1909. S. 434—462.
210) Lafar, F. Handbuch der technischen Mykologie. Jena, Fischer. 1904 ff.
211) Lang, A. Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschr. z. 70. Geburtstage E. Haeckels. Jena. 1904.
212) — Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation u. Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellsch. Luzern. 1906.
213) — Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. (Mit Beitr. von Bosshard, Hesse und Kleiner). Festschrift Universität Jena, (Fischer). 1908.
214) — Über Vererbungsversuche. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1909. S. 17—84.
215) — Über alternative Vererbung bei Hunden. Zeitschr. Abst. und Vererbungslehre. **3** 1910. S. 1—33.
216) — Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. Abst. und Vererbungslehre **4** 1910. S. 1.
217) Lehmann, E. Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Ztschr. i. Abst. und Vererbungslehre. **2** 1909. S. 145.
218) Lidforss, Bengt. Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. Arkiv för Botanik. **4** 1905.
219) — Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus II. Arkiv för Botanik 1907.
220) Linden, M. Gfn. v. Versuche über den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Illustrierte Zeitschr. f. Entomologie. **4** 1899. — Die Veränderung der Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge durch abnormale Lebensbedingungen der Puppenperiode. Sitzungsbericht der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde. Bonn. 1904.
221) Lock, R. H. Studies in Plant-Breeding in the Tropics, 1. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. **2** 1904. S. 301. 2. Ibid. S. 357. 3. Experiments with Maize. Ibid. **3** 1906. S. 95. — The present state of knowledge of Heredity in Pisum. Ibid. **4** 1909. S. 93.

222) Lock, R. H. On the inheritance of certain invisible characters in Peas. Proc. Roy. Soc. **79** B. 1907. S. 28.
223) — Recent progress in the study of Variation, Heredity and Evolution. London. Mursay. 2. Aufl. 1909.
224) — A preliminary survey of species crossing in the genus Nicotiana from the mendelian standpoint. Annals of the Roy. Bot. Gardens, Peradeniya. **4** 1909. S. 195—227.
225) Loeb, Jacques. Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Archiv. **99** 1904. — Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen. Pflügers Archiv. **104** 1904. — Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). A. f. Entwm. **26** 1908. S. 476—482.
226) Lotsy, J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Teil I. Jena (Fischer). 1906. Teil II. 1908.
227) Ludwig, F. Die pflanzlichen Variationskurven. Botan. Zentralblatt. **73** 1898.
228) Lundegård, H. Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrbücher Wiss. Botan. **48** 1910. S. 285.
229) Lutz, P. E. Note on inheritance of variations in color pattern of Crioceris asparagi. Psyche. **15** 1908.
229a) — The inheritance of clasping the hand. Americ. Natural. **42** 1908. S. 195.
230) Mc Cracken, Isabel. A Study of the Inheritance of Dichromatism in Lina lapponica. Journ. of Exp. Zool. **2** 1905. S. 117. — Inheritance of Dichromatism in Lina and Gastroidea. Ibid. **3** 1906. S. 321.
231) — Occurrence of a sport in Melasoma (Lina) scripta and its behaviour in heredity. Journ. Exp. Zool. **4** 1907. S. 221.
232) — Heredity of the race-character univoltinism and bivoltinism in the silk-worm (Bombyx mori). Journ. Exp. Zoology. **7** 1909. S. 747—764.
233) Mac Dougal, D. T. Mutation in Plants. Contrib. N. York. Bot. Garden, Nr. 48. 1903. — Heredity and the Origin of Species. Chicago. 1905. — Mutants and Hybrids of the Oenotheras. Publ. Carnegie Inst., Nr. 24. 1905.
234) — Discontinuous variation in Pedigree-Cultures. Pop. Sci. Monthyl. 1906, Sept.
235) Mac Dougal, D. T., Vail, A. M. and Schull, G. H. Mutations, variations and relationships of the Oenotheras. Carnegie Institution of Washington. Publ. Nr. 81. 1907. S. 92.
236) Macfarlane, J. M. A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. **37** 1895. S. 203.
236a) Main, H. and Harrison, A. Experiments with Amphidasys betularia. Proc. Entomol. Soc. Lond. 1905. VI.
237) Marryat, D. C. E. Hybridisation experiments with Mirabilis Jalapa. Repts. Evolut. Committee. V. 1908. S. 32.
237a) Massini, R. Über einen in biologischer Beziehung interessanten Kolistamm (Bacterium coli mutabile). Arch. f. Hygiene. **61** 1907. S. 250.
238) Mathuse, O. Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Beih. Botan. Zentralbl. 1, Abt. **20** 1906. S. 174.

239) Mayenburg, O. H. v. Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrb. wissensch. Botan. **36** 1909.
240) de Meijere, J. C. H. Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. ind. Abst. und Vererbungslehre. **3** 1910. S. 161—181.
241) Mendel, Gregor Johann. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verh. Naturf. Verein in Brünn. **10** 1865. Abh. S. 1; (abgedruckt in; Flora 1901 und in Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch. Nr. 121).
242) — Über einige aus küstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde. Ibid. 1869. S. 26.
243) Millardet. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. scienc. phys. et nat. de Bordeaux. 4 Sér. **4** 1894.
244) — Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture de P. Viala. 1901.
245) Molisch, H. Der Einfluss des Bodens auf die Blütenfarbe der Hortensien. Botan. Zeitung. 1897.
246) Morgan, T. H. Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids „Pure"? Biol. Cbl. **26** 1906. S. 287.
247) — Production of two kinds of Spermatozoa in Phylloxerans — Functional Femaleproducing and Rudimentary Spermatozoa. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. V. 1908. S. 56.
248) — Some Experiments in Heredity in Mice. Science. N. S. 27 1908. S. 493.
249) — Experimentelle Zoologie. Leipzig und Berlin (Teubner). 1909.
250) — Recent Experiments on the Inheritance of Coat Colours in Mice. American Naturalist. **43** 1909. S. 494—510.
251 — Breeding Experiments with rats. American Naturalist. **43** 1909. S. 182—185.
252) — A Biological and Cytological Study of Sex Determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of Exp. Zoology. **7** 1909. S. 239—353.
253) — Sex limited inheritance in Drosophila. Science. N. S. **32** 1910. S. 120.
254) — Chromosomes and Heredity. American Naturalist. **44** 1910. S. 449.
255) Mudge, G. P. On some features in the Hereditary Transmission of the Self-black and the „Irisch" Coat Characters in Rats. Proc. Roy. Soc. B. **80** 1908. S. 97.
256) — On some features in the hereditary transmission of the albino-characters and the black piebald coat in rats. Proc. Roy. Soc. London. **80** 1908. S. 388—399.
257) Müller, R. Künstliche Erzeugung neuer vererbbarer Eigenschaften bei Bakterien. Sitzungsber. d. physiol. Vereins Kiel 1909 (8. Febr.) (vgl. Ztschr. Abst. und Vererbungslehre **2** 1909. S. 215.)
257a) — Über mutationsartige Vorgänge bei Typhus, Paratyphus und verwandten Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriologie usw. 1. Abt. **42** 1908. S. 57—58.
258) Nägeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
259) Naudin, Ch. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Annales des Sciences Nat. Sér 4. T. **8** 1881.
260) — De l'hybridité comme cause de variabilité. Annales des Sciences Nat. Botan. Sér. 5. T. **3** 1865. S. 158.
260a) Němec, M. Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin (Borntraeger) 1910.
261) Nettleship, E. On some hereditary diseases of the eye. Trans. Ophthalmol. Soc. London. **29** 1909.

262) Nilsson, H. Oenothera gigas framgången som mutation i Sverige. Botan. Notiser. 1909. S. 97—99.
262a) — Jaktagelser öfver deszendenterna af en spontan artbastard (Lappa officinalis L. × tomentosa L.) Botaniska Notiser 1910. S. 265—302.
263) Nilsson-Ehle, H. Om lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser. 1907.
263a) — Om hafresorters konstans. Sveriges Utsädesfor. Tidskr. 1905. S. 227.
264) — Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botaniska Notiser. 1908. S. 257—294.
265) — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund. 1909. 4°. S. 122.
266) Noorduyn, C. L. W. Die Erblichkeit der Farben bei Kanarienvögeln. Arch. Rassen und Gesell. Biol. **5** 1908. S. 161.
267) Nordhausen, M. Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **21** 1903. S. 30.
268) Ostenfeld, C. H. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **22** 1904. S. 376.
269) — Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk. **27.** Kjobenhavn. 1906. S. 225.
270) — Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Ztschr. ind. Abst. und Vererbungslehre. **3** 1910. S. 241—285.
271) Pearl, Raymond and Surface Frank, M. Is there a cumulative Effect of Selection? Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. **2** 1909. S. 257—275.
272) — On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. Entwicklungsmech. **30** 1910. S. 45.
273) Pictet, A. Des variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. 6. Congr. Internat. Zoologie. Bern 1904. S. 498.
274) Plate, L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. III. Auflage. Leipzig, (Engelmann). 1908.
275) — Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. Zool. Anzeiger. **35** 1910. S. 634—640.
276) Poll, H. Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von Cairina moschata L. ♂ und Anas boschas var. dom L. ♀. Sitzungsberichte der Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin. 1906.
277) — (und Walter Tiefensee). Mischlingsstudien 2. Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Ibid. 1907. S. 157.
278 — Mischlingsstudien 3. System und Kreuzung. Ibid. 1908. S. 127.
279) — Mischlingsstudien 4: Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. Anat. Gesellsch. 24. Versamml. Brüssel. **24** 1910. (Ergänz.-Heft z. Bd. 37 des Anatomischen Anzeigers).
280) Porsch, O. Die Deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderung für die Orchideenflora Südbrasiliens. Ein Beitrag zum Problem der Artentstehung. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. 1 1908. S. 70—121, 195—238, 352—376.
281) Price, H. L. and Drinkard, A. W. Inheritance in Tomato Hybrids. Virginia Agric. Expt. Stat. Bull. 177. 1908.
281a) Pringsheim, H. Die Variabilität niederer Organismen. Eine Deszendenztheoretische Studie. Berlin 1910.

282) Przibram, H. Vererbungsversuch über asymmetrische Augenfärbung bei Angorakatzen. Arch. f. Entwm. **25** 1907. S. 360.
283) — Paarungsversuche an Gottesanbeterinnen. Verh. Morph. phys. Ges. Physiol. Zentralbl. **21** 1907.
284) — Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). **3.** Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entwm. **28.** S. 561—628. **19—21** 1909.
285) — Versuche an Hitzeratten. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Versammlung. Salzburg. 1909.
286) — Experimental-Zoologie Nr. 3. Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig und Wien, (Deutieke). 1910.
287) Pulst, C. Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Pringsh. Jahrb. wissensch. Botan. **37** 1902. S. 205.
288) Punnett, R. C. Mendelism. Cambridge. 1900.
289) — Mendelismus (Deutsche Ausgabe) von W. v. Proskowetz und H. Iltis. Brünn 1910.
290) — Mendelism in relation to disease. Proc. Roy. Soc. Med. 1908.
291) — Sex Determination in Hydatina with some remarks on Parthenogenesis. Proc. Roy. Soc. B. **78** 1906. S. 223.
292) Punnett, R. C. und Bateson, W. The Heredity of Sex. Science. N. S. **27** 1908.
293) Rabl, C. Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig, Veit und Cie. 1906.
294) Raunkiaer. Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebotte (Taraxaeum). Bot. Tidskr. **25** 1903. S. 109.
294a) — Om talforholdene mellem könnene hos tvebo planter og om talforholdet mellem hunlige op tvekönnede individer i afkommet af hunplanter og tvekönnede planter hos gynodioeeister. Botanisk Tidskrift. **26** 1905. S. LXXXVI.
295) Redeliffe, N. S. The inheritance colour and other characters in the Potato. Journal of Genetics. **1** 1910. S. 7.
296) Rosen, F. Über Bastarde zwischen elementaren Species der Erophila verna. (Vorläufige Mitteilung). Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **28** 1910. S. 243—250.
297) Rosenberg, O. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **21** 1903. S. 10.
298) — Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ibid. **22** 1904. S. 47.
299) — Über die Reduktionsteilung in Drosera. Meddel. f. Stockholms Högsk. Bot. Inst. 1904.
300) — Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **24** 1906.
301) — Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Studien. Kjellmanfestschrift. Uppsala. 1906. S. 237.
302) — Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidskrift. **28** 1907.
303) — Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botan. Tidskr. **3** 1909. S. 150—162.
304) — Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vet. Ak. Handl. **43** 1909. Nr. II. S. 65.
305) Saunders, E. R. Studies in the inheritance of doubleness in flowers. I. Petunia. Journ. of Genetics. **1** 1910. S. 57.

306) Schübeler, F. C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873.
307) — Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania 1862.
308) Semon, R. Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 2. verb. Aufl. 1908. S. 15 u. 391.
309) — Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zentralbl. **28** 1908. S. 225—243.
310) — Die mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. Erste Fortsetzung der Mneme. Leipzig. 1909. 392 S.
311) — Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. der Naturw. Forschung. **2** 1910. S. 1—82.
312) Schull, G. H. Elementary species and hybrids in Bursa. Science. **25** 1907. S. 590.
313) — The Significance of Latent Characters. Science, N. S. 25 1907. S. 792.
314) — Some Latent Characters of a White Bean. Ibid. S. 828.
315) — The Composition of a Field of Maize. Proc. American Breeder's Ass. Vol. 4.
316) — The Pedigree Culture. The Plant World. **2** 1908. S. 21.
317) — The Importance of the Mutation Theory in practical Breeding. Proc. American Breeder's Ass. **3** 1907. S. 60.
318) — A pure-line method in corn breeding. Rpt. Am. Breed. Ass. **9** 1909. S. 51—59.
319) — Some new cases of Mendelian inheritance. Bot. Gaz. **45** 1908. S. 103.
320) — A new Mendelian ratio and several types of latency. American Naturalist. **42** 1908. S. 433.
321) — The presence and absence hypothesis. The American Naturalist. **43** 1909. S. 410—419.
322) — Bursa bursa pastoris and Bursa Heegeri: Biotypes and hybrids. 8°. S. 578. Washington. 1909.
323) — Results of crossing Bursa bursa-pastoris and Bursa Heegeri. Proc. 7. Intern. Zoolog. Congress. Boston. 1907. Cambridge Mass. 1910. S. 6.
324) — A simple chemical device to illustrate mendelian inheritance. The Plant World. **12** 1910. S. 145—153.
325) — Color inheritance in Lychnis dioica L. The American Naturalist. **44** 1910. S. 83—91.
226) — The inheritance of sex in Lychnis. The Botanic. Gazette. **49** 1910. S. 111—125.
327) Sollas, I. B. J. Inheritance of colour and of supernumerary mammae in Guineapigs, with a note on the occurrence of a dwarf form. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V. 1909. S. 51—79.
328) Solms-Laubach, H. Graf zu. Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botanische Zeitung. **65** 1907. S. 45.
329) — Cruciferenstudien I. Capsella Heegeri Solms, eine neu entstandene Form der deutschen Flora. Botanische Zeitung. **58** 1900. S. 167.
330) Spillman, W. G. Inheritance of Coat-Colour in Swine. Science. N. S. **24** 1906. S. 614.
331) — Origin of Varieties in Domesticated Species. Ibid. N. S. **28** 1908. S. 252.
332) — A Mendelian character in Cattle. Science. 1906. N. S. 23. S. 549.
333) — An interpretation of elementary species. Science. N. S. 27 1908. S. 896.
334) — Inheritance of the belt in Hampshire swine. Science. N. S. **25** 1907. S. 541.

335) Spillmann, W. G. Mendelian phenomena and discontinuous variations. Ann. Rept. Amer. Breeder's Ass. **4** 1908. S. 359.
336) — Color factors in mammals. Ann. Rept. Americ. Breeders Assn. **4** 1908. S. 357—359.
337) — Barring in Barred Plymouth Rocks Poultry. **5** 1909.
338) — The nature of unit characters. The Amer. Nat. **43** 1909. S. 243—248.
339) — The Mendelian view of Melanin formation. The American Naturalist. **44** 1910. S. 116—123.
340) Standfuss, M. Über die Hybridation bei den Insekten. Mitteilungen Schweizer entomologische Gesellschaft. **8** 1893. S. 386.
341) — Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insektenbörse. **11** 1894.
342) — Weitere Mitteilungen über den Einfluss extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomologische Zeitschrift. 1895.
343) — Handbuch der paläarktischen Grosschmetterlinge für Forscher und Sammler. 2. Aufl. S. 392. Jena, Fischer. 1896.
344) — Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamte Naturwissenschaft. **36** 1898. S. 1—40.
345) — Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28 jähr. Experimente. Insektenbörse. **19** 1902. S. 163.
346) — Die Resultate 30 jähr. Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch. Luzern. **88** 1906.
347) — Einige Ergebnisse aus Zuchtexperimenten mit Lepidopteren-Mutationen (Aglia Tau). Etud. de Lepidopt. comp. de Charles Oberthur. 3. Liv. Rennes. 1909.
348) Staples-Browne, R. On the Inheritance of Colour in Domestic Pigeons, with special reference to reversion. Proc. Zool. Soc. London. 1908. S. 67.
349) Stevens, N. M. Color inheritance and sex inheritance in certain Aphids. Science N. S. **26** 1907. S. 216.
350) Strasburger, E. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. Jena. 1905.
351) — Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot. **44** 1907. S. 482.
352) — Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. **45** 1908. S. 479—570.
353) — The minute structure of cells in relation to heredity. Darwin and modern science. Cambridge. 1909. S. 102—111.
354) — Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. Deutsch. Botan. Ges. **27** 1909. S. 511—528.
355) — Chromosomenzahl. Flora. **100** 1910. S. 398—446.
356) — Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. **48** 1910. S. 427.
357) Summer, Francis, B. Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of exp. Zool. **7** 1909. S. 97—155.
358) — The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. Amer. Nat. **44** 1910. S. 5—18.
359) — An experimental study of somatic modifications and their reappearance in the offspring. Arch. Entwicklungsmech. **30** II 1910. S. 317.

360) Sutton, A. W. Brassica Crosses. Jour. Linn. Soc. Botany. 38 1908. S. 337.
361) Tammes, T. Ein Beitrag zur Kenntnis von Trifolium pratense quinquefolium de Vries. Bot. Ztg. 62 1904. S. 211.
362) Tennent, D. H. The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids. Arch. f. Entw. 24 1910. S. 1—13.
363) Thomson, J. Arthur. Heredity. London, John Murray. 1908.
364) Tischler, G. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastarde. Ber. Deutsch. Bot Ges. 24. S. 83.
365) — Über die Entwicklung der Pollen und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Botanik. 42 1906. S. 545.
366) — Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 25 1907. S. 376.
367) — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. Zellforschung. 1 1908 S. 35.
368) Tower, W. L. An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution of Washington. Publ. No. 48. 1906. 320 Seiten.
369) Toyama, K. Studies on the Hybridology of Insects: 1. On some silkworm crosses with special reference to Mendels law of heredity. Bulletin of the college of agriculture, Tokyo University. 7 1906. S. 259—393.
370) — Mendels Law of Heredity as applied to the Silkworm Crosses. Biol. Zentralbl 26 1906. S. 321—334.
371) — On some Silk-worm crosses with special reference to Mendels Law o Heredity. Bull. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ. 1906.
372) — A Sport of the Silkworm and its Hereditary Behaviour. Zeitschr. f. indukt. Abstam.- u. Vererbungslehre. 1 1909. S. 179.
373) Tschermak, A. v. Über den Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Bot. Zentralbl. 30 1910. S. 641.
374) Tschermak, E. v. Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 3 1900.
375) — Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Ibid. 4 1901.
376) — Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 19 1901.
377) — Über die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. (Fortgesetzte Studien an Erbsen und Bohnen.) Zts. f. d landw. Versuchsw. in Österr. 1902.
378) — Der gegenwärtige Stand der Mendelschen Lehre. Ibid. 1902.
379) — Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 16 1903. Heft 1.
380) — Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1904.
381) — Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe. Arch Rass. u. Gesellsch. Biol. 2 1905. S. 663.
382) — Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. Rass. u. Gesellsch. Biol. 5 1908. S. 305.
383) — Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Résultats sci. du Congrès intern. Bot. 1906. S. 323.
384) — Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. 2. Kreuzungsstudien am Roggen. Ibid. 1906.

385) Tschermak, E. v. Die Lehre von den formbildenden Faktoren und ihre Bedeutung für die rationelle Pflanzenzüchtung. Jahrbuch f. Pfl.- u. Tierzüchtung. 1903.
386) — Die Kreuzungszüchtung des Getreides und die Frage nach den Ursachen der Mutation. Monatshefte f. Landw. 1908.
387) de Vries, H. Sur la loi de disjonction des hybrides. C. R. Ac. Se. Paris. **130** 1900.
388) — Das Spaltungsges. d. Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **18** 1900. S. 83.
389) — Über erbungsleichte Kreuzungen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **18** 1900. S. 435.
390) — Sur la féeondation hybride de l'endosperme chez le maïs. Rev. Gén. de Bot. **12** 1900. S. 129.
391) — Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l'étude des hybrides. Rev. Gén. de Bot. **12** 1900. S. 257.
392) — Die Mutation und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag. Hamburg 1901.
393) — Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **21** 1903. S. 45.
394) — Befruchtung und Bastardierung. Vortrag in d. 151. J.-Vers. d. Holl. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig 1903. Veit u. Co.
395) — Die Mutationstheorie. 2. Bände. Leipzig 1901—03. Veit u. Co.
396) — Species and Varieties, their Origin by Mutation. Chicago open Court Publishing Co. 1905.
397) de Vries—Klebahn. Arten und Varietäten. Berlin (Borntraeger) 1907.
398) de Vries, H. On Twin Hybrids. Bot Gaz. **44** 1907. S. 401.
399) — Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektionstheorie. Arch. Rass. u. Gesellsch. Biol. **3** 1906. S. 325.
400) — Über die Zwillingsbastarde von Oenothera nanella. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **26a** 1908. S. 667.
401) — Bastarde von Oenothera gigas. Ibid. S. 754.
402) — On Triple Hybrids. Bot. Gaz. **47** 1909. S. 1.
403) Webber, H. J. Xenia or the immediate effect of pollen im Maize. U. S. Department of Agriculture. Bull. 25. 1900.
404) Weismann, August. Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zoologische Jahrbücher, Abteil. für Syst. **8** 1895.
405) — Semons „Mneme" und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv f. Rassen u. Gesellschaftsbiologie. **3** 1906. S. 1.
406) — Die Selektionstheorie. Jena (Fischer) 1909.
407) — Wettstein, R. v. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Classe. **70** 1900.
408) — Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschrift. Wien 1908. S. 368.
409) — Über zwei bemerkenswerte Mutationen bei europäischen Alpenpflanzen. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **1** 1908. S. 189—194.
410) Wheldale, M. Inheritance of Flower Colour in Antirrhinum majus. Proc. Roy. Soc. **79** 1907. S. 288.
411) — The Colours and Pigments of Flowers with Special Reference to Genetics. Proc. Roy. Soc. B. **81** 1909. S. 44.

412) Wheldale, M. Further Observations upon the inheritance of flower-colour in Antirrhinum majus. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V 1909. S. 1—26
413) — Note on the physiological interpretation of the Mendelian factors for colour in plants. Rep. Evolution Comm. Roy. Soc. V 1909. S. 26—31.
414) — Die Vererbung der Blütenfarbe bei Antirrhinum majus. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. **3** 1910. S. 311—333.
415) Wille, A. Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralbl. **25** 1905. S. 561.
416) Wilson, E. B. Recent researches on the determination and heredity of sex. Science. N. S. **29** 1909. S. 53—70.
416a) Wilson, J. The inheritance of coat colour in horses. Scientif. Proc. Dublin Soc. **12** 1910. S. 331.
417) Winkler. H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimaeren. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch. **25** 1907. S. 568.
418) — Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. **26a** 1908. S. 595—608.
419) — Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Botanik. **1** 1909. S. 315—345.
420) — Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Botanik. **2** 1910. S. 1—38.
421) — Über das Wesen der Pfropfbastarde (Vorl. Mitteilung). Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. **28** 1910. S. 116—118.
422) Wolf, Franz. Ueber Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. **2** 1909. S. 90—132.
423) Woltereck, R. Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Zool. Gesellsch. 1998. S. 234—239.
424) — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1909. S. 110—172.
425) Wood, T. B. Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Science A. **3** 1906. S. 364.
426) Ziegler, E. H. Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

Кромѣ того, изъ иностранной литературы Редакція считаетъ не лишнимъ назвать:

Davenport, C. Statistical Methods with special reference to biological variation. 1904.

Journal of Genetics (издаваемый проф. Бетсономъ и Пённетомъ, въ Лондонѣ). Въ немъ помѣщаются важныя работы и статьи по вопросамъ наслѣдственности. Принимая во вниманіе, что школа Бетсона идетъ впереди всѣхъ въ разработкѣ вопросовъ наслѣдственности на основахъ менделизма, журналъ этотъ заслуживаетъ особаго вниманія.

Haecker, O. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig. 2-te Aufl. 1912.

Kronacher, C. Grundzüge der Züchtungsbiologie. Fortpflanzung, Vererbung, Anpassung und Züchtung unter besonderer Berücksichtigung der Vererbungslehre nach dem derzeitigen Stande der Forschung. Eine Einführung für

Studierende der Landwirtschaft und Veterinärmedizin und für Züchter. — Berlin. 1912. Mit 95 Textabbild. und 9 farb. Tafeln.

Němec, B. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Mit 119 Abbildungen im Text und 5 lithogr. Tafeln. — Berlin. 1910.

Jahresbericht der Vereinigung für angewandte Botanik. — Berlin. Verlag v. G. Borntraeger.

Peter, K. Variations-statistische Untersuchungen und deren biologische Bedeutung. Die Umschau. VII. 1909.

Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. — Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, redigiert von E. Baur. Berlin. Verlag von Gebrüder Borntraeger.

Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. Zugleich Organ der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht, der Oesterreichischen Gesellschaft für Pflanzenzüchtung und des Bayerischen Saatzuchtvereins. Unter Mitwirkung von L. Kiessling, H. Nilsson-Ehle, K. v. Rümker, E. v. Tschermak, herausgegeben von C. Fruwirth. Berlin. Verlagsbuchhandlung P. Parey.

Примѣчаніе. Помимо оригинальныхъ работъ, въ журналѣ этомъ широко поставленъ отдѣлъ библіографіи, съ подробными рефератами.

* * *

Къ этому списку иностранной литературы Редакція считаетъ полезнымъ для ориентировки читателя въ русской литературѣ добавить нѣкоторыя русскія работы, а также появившіяся на русскомъ языкѣ работы иностранныхъ ученыхъ, въ томъ числѣ и работы, относящіяся къ селекціи растеній.

Бородинъ, И. П. Курсъ анатоміи растеній. Изданіе четвертое. 1910.

Примѣчаніе. Въ этой книгѣ, въ особенности въ главѣ „Анатомія цвѣтка“ (стр. 303—349), гдѣ изложены цитологическія данныя, касающіяся процессовъ оплодотворенія и развитія зародыша, данныя имѣющія самое близкое отношеніе къ явленіямъ наслѣдственности, имѣется подробная сводка литературы, въ томъ числѣ, разумѣется, и русской, относящейся къ даннымъ вопросамъ. Въ указанной главѣ кратко затронуты, напр., вопросы: двойного оплодотворенія, партеногепіи, апоспоріи, апогаміи, псевдогаміи, полиэмбріонiи (многозародышности), халадзогаміи и т. д., съ указаніемъ соотвѣтствующей литературы.

Онъ-же. Процессъ оплодотворенія въ растительномъ царствѣ. — СПБ. Изданіе журн. „Міръ Божій“.

Онъ-же. Очерки по вопросамъ оплодотворенія въ растительномъ царствѣ. СПБ. 1903. Изданіе журн. „Міръ Божій“.

Примѣчаніе. Здѣсь, между прочимъ, выясняется явленіе „ксеній“ въ связи съ двойнымъ оплодотвореніемъ.

Баранецкій, Н. Выдающіяся явленія въ новѣйшей литературѣ о дарвинизмѣ. — Кіевъ. 1903.

Будринъ, П. Селекція сельско-хозяйственныхъ растеній и значеніе ея въ отношеніи хлѣбовъ.

Вейсманъ, А. Эволюціонная теорія. Перев. съ нѣмецк. В. С. Елпатьевскаго и Г. Э. Риттера. Т. I. Москва.

Воскресенскій, П. Скрытые признаки въ наслѣдственности. — Извѣст. Кіевск. Студенч. Кружка изслѣдовател. природы. 1913. В. 4, стр. 45—96.

Гертвигъ, О. Клѣтка и ткани. Основы общей анатоміи и физіологіи. Перевели съ нѣмецкаго и дополнили И. Бородинъ и Н. Холодковскій. СПБ. Изд. Риккера.

Примѣчаніе. Помимо тѣхъ общихъ основъ цитологіи, которыя изложены въ этой книгѣ, вся 9-я глава ея посвящена спеціально „теоріи наслѣдственности", гдѣ клѣтка разсматривается, какъ „зачатокъ организма". Кромѣ того, имѣется обширный указатель литературы по главамъ.

Онъ-же. Развитіе и наслѣдственность. 1910.

Гизенхагенъ, К. Оплодотвореніе и явленія наслѣдственности въ растительномъ царствѣ. Переводъ съ нѣмецк. Е. Шендзиковской, съ примѣчаніями и подъ редакц. проф. В. Заленскаго. Москва. 1913. Изданіе „Природа".

Примѣчаніе. Въ сравнительно популярной формѣ изложенъ процессъ оплодотворенія въ растительномъ царствѣ въ томъ-же приблизительно объемѣ, что и въ книгахъ И. П. Бородина (Процессъ оплодотворенія . . ." и „Очерки по вопросамъ оплодотворенія . . ."), указанныхъ выше; слегка затрагивается вопросъ о „смѣшеніи наслѣдственныхъ массъ" при оплодотвореніи и о значеніи оплодотворенія и наслѣдственности для образованія новыхъ систематическихъ единицъ растеній.

Гольдшмидтъ, Р. Основы ученія о наслѣдственности въ 20 лекціяхъ для естественниковъ, медиковъ и сельскихъ хозяевъ. Перев. съ нѣмецк. П. Ю. Шмидта. СПБ. 1913.

Гордягинъ, А. Изъ русской біометрической литературы. 1913.

Давенпортъ, Е. Основы племенного разведенія. Руководство по тремматологіи, или принципы и пріемы выгоднаго улучшенія домашнихъ животныхъ и растеній. — Переводъ съ англійскаго О. Коржинской, подъ редакц. П. М. Дубровскаго. Приложеніе къ журн. „Сельское Хозяйство и Лѣсоводство. СПБ.

Примѣчаніе. Въ концѣ книги, содержаніе которой ясно изъ ея заглавія, имѣется цѣнное приложеніе, посвященное теоріи статистики, составленное Райтцемъ.

Дарвинъ, Ч. Иллюстрированное собраніе сочиненій въ VIII томахъ. Изданіе Ю. Лепковскаго. Москва.

Донкастеръ, Л. Наслѣдственность въ свѣтѣ новѣйшихъ изслѣдованій. Переводъ съ 3-го англійскаго изданія, подъ редакціей В. С. Елпатьевскаго. Москва. 1913. Изданіе „Bios".

Жегаловъ, С. Значеніе селекціи въ современной агрономіи. — Сельск. Хоз. и Лѣсоводство. СПБ. 1912.

Ивановскій, Д. Экспериментальный методъ въ вопросахъ эволюціи. — Варшава. 1908.

Корренсъ, К. Новые законы наслѣдственности. — Перев. А. Вѣржбицкаго. Москва. 1913. Изданіе „Bios".

Примѣчаніе. Въ сжатой формѣ излагается вопросъ наслѣдственности исключительно съ точки зрѣнія менделизма.

Кузнецовъ, Н. Переходъ отъ Тайнобрачныхъ къ Явнобрачнымъ. По лекціямъ, читаннымъ въ Императ. Юрьевск. Универс. Юрьевъ. 1914.

Кюстеръ, Э. Половой процессъ и размноженіе растеній. Перев. съ нѣмецкаго, подъ редакц. Л. Кечетовича. Москва. 1911.

Ле-Дантекъ, Ф. Индивидуальная эволюція, наслѣдственность и неодарвинисты. 1899.

Леонтовичъ, А. Элементарное пособіе къ примѣненію методовъ Гаусса и Пирсона при оцѣнкѣ ошибокъ въ статистикѣ и біологіи.

Мендель, Грегоръ. Опыты надъ растительными гибридами. Переводъ съ нѣмецкаго К. А. Фляксбергера, подъ редакц. Р. Э. Регеля. — Приложеніе къ Труд. Бюро по приклади. ботаникѣ. СПБ. 1910.

Примѣчаніе. Данный трудъ Г. Менделя является основой всего ученія, получившаго въ настоящее время наименованіе „менделизмъ".

Мищенко, П. Юбилейный сборникъ въ память Г. Менделя. — Сельск. Хоз. и Лѣсоводство. 1913.

Примѣчаніе. Сжатый рефератъ ряда работъ въ духѣ менделизма (или имѣющихъ близкое отношеніе къ вопросамъ наслѣдственности), помѣщенныхъ различными авторами въ Сборникѣ, посвященномъ памяти Г. Менделя.

М-въ, А. Къ вопросу о принципахъ селекціи въ животноводствѣ. Очерки по прикладной зообіологіи. I. Аналитическая селекція. Кіевъ. 1913.

Навашинъ, С. и Финнъ, В. Къ исторіи развитія халацогамныхъ. *Juglans nigra* и *J. regia.* — Записки Кіевск. Общества Естествоисп. Т. XXII. Кіевъ. 1912.

Nawaschin, N. und Finn, W. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen *Juglans nigra* und *J. regia.* — Mémoires de la Société des Naturalistes de Kieff. XXII. 1912.

Примѣчаніе. Въ этой работѣ, касающейся, между прочимъ, поведенія мужского ядра при процессѣ оплодотворенія, указана цитологическая литература, частью не вошедшая въ указанную выше книгу И. И. Бородина, какъ появившаяся послѣ 1910 года. Вопросы, трактуемые въ работѣ Навашина и Финна, въ послѣднее время пріобрѣли особый интересъ при изученіи наслѣдственности.

Орженецкій, Р. Сводные признаки. 1910.

Пённетъ, Р. Менделизмъ. Переводъ съ 3-го англійскаго изданія, подъ редакц. В. С. Елпатьевскаго. — Москва. 1913. Изданіе „Bios".

Пирсонъ, К. Грамматика науки.

Примѣчаніе. Книга Пирсона, повидимому, мало извѣстна русскимъ читателямъ, въ чемъ, быть можетъ виновато ея заглавіе. Между тѣмъ, это незамѣнимая книга для каждаго біолога, желающаго примѣнить методъ математическаго анализа къ изученію біологическихъ явленій вообще и наслѣдственности въ частности. Помимо общей характеристики научнаго знанія вообще, авторъ особенно много останавливается на характерѣ и способѣ нашихъ познаній о жизни, критически разбираетъ различныя гипотезы съ точки зрѣнія научности ихъ построенія и указываетъ тѣ методы познанія, которые единственно являются правильными, какъ вытекающіе изъ существа науки. Явленіямъ наслѣдственности и методамъ ея изученія удѣлено особое вниманіе. Вообще, книга Пирсона въ высшей степени поучительна и интересна для каждаго біолога, а принимая во вниманіе красоту изложенія и философскій оттѣнокъ, которымъ отличаются мысли автора, она интересна и для каждаго образованнаго читателя.

Регель, Р. Селекція съ научной точки зрѣнія. — Труды Бюро по приклад. ботаникѣ. 1912. № 11.

Regel, R. Die Pflanzenzüchtung von wissenschaftlichem Standpunkt. — Bullet. für angewandte Botanik. Petersb. 1912. № 11.

Романесъ. Дарвинъ и послѣ Дарвина.

Онъ-же. Наслѣдственность. 1894.

Сапѣгинъ, А. Основы теоріи и методики селекціи сельско-хозяйственныхъ растеній. — Одесса. 1913. Изданіе Императ. Общ. Сельск. Хоз. Южной Россіи.

Примѣчаніе. Книга представляетъ сжатый курсъ лекцій по указанному вопросу. Наиболѣе оригинальны главы II—IV, касающіяся варіаціонныхъ кривыхъ, ихъ формъ, срединной ошибки и т. д.

Сапѣгинъ, А. Законы наслѣдственности, какъ основа селекціи сельско-хозяйственныхъ растеній. Изложено по книгѣ проф. E. Baur'a: „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. — Одесса. 1912.

Слуцкій, Е. Теорія корреляціи и элементы ученія о кривыхъ распредѣленія.

Стебутъ, А. О выведеніи новыхъ сортовъ сельско-хозяйственныхъ растеній. Сборникъ статей по сортовыведенію и сѣменному дѣлу. — Изд. Южно-русск. сел.-хоз. Газеты. — Харьковъ. 1911.

Онъ-же. Основные вопросы сортовѣдѣнія и сортоиспытанія. — Сельск.-Хоз. Вѣстникъ Юго-Востока. 1912.

Тимирязевъ, К. Основныя черты исторіи развитія біологіи въ XIX столѣтіи. — Москва. 1908.

Примѣчаніе. Въ данной книгѣ вопросъ о наслѣдственности не выдѣляется изъ ряда другихъ біологическихъ вопросовъ, а разсматривается въ общей исторической связи съ другими вопросами. Между прочимъ, имѣется критика мутаціонной теоріи де-Фриза, поскольку послѣднюю стараются противопоставить теоріи Дарвина.

Онъ-же. Сезонъ научныхъ съѣздовъ. — Вѣстникъ Европы. Ноябрь. 1911.

Уоллесъ, А. Дарвинизмъ. Переводъ М. А. Мензбира. Изданіе 2-е Москва. 1911.

Фаминцынъ, А. О роли симбіоза въ эволюціи организмовъ. I и II. — Извѣст. Императорской Академіи Наукъ. 1912.

Примѣчаніе. Другія работы А. С. Фаминцына см. у И. П. Бородина: „Анатомія растеній". Данная работа А. Фаминцына имѣетъ близкое отношеніе не только къ вопросу о наслѣдственности вообще, но и къ менделизму въ частности, такъ какъ въ ней авторъ разсматриваетъ клѣтку, какъ сложный организмъ, состоящій изъ ряда симбіонтовъ. Менделизмъ-же, разсматривая наслѣдственные факторы, какъ самостоятельныя величины, закономѣрно размножающіяся и передающіяся по наслѣдству, теоретически такъ-же подходитъ къ такому взгляду на клѣтку.

де-Фризъ, Г. Племенное растеніеводство. (Сортоводство). Переводъ съ провѣреннаго авторомъ нѣмецкаго изданія, дополненный по второму изданію англійскаго подлинника В. О. Сыцянко. — СПБ. 1910. Прилож. къ журн. Сельск. Хоз. и Лѣсоводство.

Шимкевичъ, В. Новое въ вопросахъ о наслѣдственности.

Онъ-же. Біологическія основы зоологіи. 1907.

Шуль, Дж. Простой химическій способъ иллюстрировать законъ Менделя о наслѣдственности. Перев. съ англ. А. Мальцева. Прилож. къ Труд. Бюро по приклади. ботаникѣ. СПБ. 1910.

Объясненіе важнѣйшихъ допущенныхъ сокращеній въ названіяхъ цитированной литературы.

Am. Breed. Mag.	American Breeders Magazine.
Am. Natural.	The American Naturalist.
Arch. Entw.	Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen.
Arch. Rass. Biol.	Archiv für Rassen und Gesellschaftsbiologie.
Biol. Zbl.	Biologisches Zentralblatt.
Hybr. Conf. Rept.	Report of the 3. Internat. Conference on Genetics. London 1906. Print. f. the Roy. Hortic. Society.
Journ. Genet.	Journal of Genetics.
Rpt. Evol. Comm.	Reports to the Evolution Committee of the Roy. Society. London. Harrison and Sons. 1901—1907.
Zschr. Abst. Vererbgsl	Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Важнѣйшія замѣченныя опечатки.

Стр.	Строка:	Напечатано:	Слѣдуетъ:
12	10 снизу	реагириваніе	реагированіе
14	6 „	благопріятстувющихъ	благопріятствующихъ
37	18 „	[1])	[4])
37	1 „	Если, конечно,	4) Если, конечно,
42	1 „ (примѣч.)	произведенные	произведенные
53	2 „	многі бактеріи	многія бактеріи
99	16 сверху	(27 — 1 : ee**FF**CCgg	(27—1 : ee**FF**CCggDD
103	14 „	(см. послѣ стр. 106)	(см. послѣ стр. 102)
118	14 снизу	Между этими особенно важны	Между ними возможны
139	2 сверху	табл. I, фиг. 1.	табл. LXXV, фиг. 1.
139	2 „	табл. I, фиг. 10.	табл. LXXV, фиг. 10.
147	19 снизу	(фиг. 11, табл. CXXV)	(фиг. 11, табл. LXXV)
147	7 „	(фиг. 2, табл. XXV)	(фиг. 2, табл. LXXV)
162	13 сверху	пыльники длинно-столбчатаго цвѣтка	пыльца длинно-столбчатаго цвѣтка
162	14 „	подходять только	подходитъ только
178	5 „	(въ 4 до 5 разъ больше)	(отъ 4 до 5 разъ больше)
178	15 снизу	палиморфизмъ	полиморфизмъ
190	3 „	(H. Winker)	(H. Winkler)
202	14 сверху	опредѣленное число хромозомовъ,	опредѣленное число хромозомъ (вмѣсто хромозомовъ всюду слѣдуетъ читать хромозомъ).
215	2 снизу	[1])	[20])
215	19 сверху	(Schinz) [1])	(Schinz) [20])
239	7 снизу	тоестественно	то естественно
250	16 „	эксперементируемый	экспериментируемый
280	7 сверху	Е. Чермакъ	А. Чермакъ.

Оглавленіе.

Стр.

Предисловіе къ русскому переводу . . . . . III—V
Предисловіе автора . . . . . 1—2

Лекція I.

Введеніе. — Что такое наслѣдуемый признакъ? — Измѣнчивость. — Кривыя измѣнчивости . . . . . 3—18

Лекція II.

Частные случаи измѣнчивости; одновершинныя кривыя; многовершинныя кривыя. — Особые случаи обратимости модификацій формъ единой родни. — Критическій періодъ . . . . . 19—34

Лекція III.

Наслѣдуемость модификацій. — „Чистыя линіи“ Іоганнсена (Johannsen'a). — Опыты Іеннингса (Jennings'a), Тоуэра (Tower'a) и др. — Послѣдѣйствія и кажущаяся наслѣдуемость модификацій . . . . . 35—55

Лекція IV.

Законъ Менделя. — Примѣры скрещиванія расъ, отличающихся другъ отъ друга однимъ только признакомъ. — Ходъ явленія въ случаѣ отличія въ нѣсколькихъ признакахъ . . . 56—77

Лекція V.

Усложненіе явленій расщепленія. — Скрещиваніе расъ, обнаруживающихъ трансгредирующія модификаціи. — Эпистазія и гипостазія. — Зависимость одного, повидимому, простого признака отъ многихъ „наслѣдственныхъ факторовъ“. — Гибридный атавизмъ . . . . . 78—90

Лекція VI.

Примѣры „гибридологическаго анализа“. — *Antirrhinum majus.* — Мыши (окраска шерсти). — Форма гребня у куръ. — Человѣкъ. — Отношенія при „панмиксіи“ въ F_1, F_2 и т. д. . . . . 91—120

Лекція VII.

Теорія наличности и отсутствія факторовъ. — Взаимоотношеніе факторовъ и внѣшнихъ признаковъ. — Совмѣстное вліяніе многихъ наслѣдственныхъ факторовъ на одинъ внѣшній признакъ . . . . . 121—139

Лекція VIII.

Особыя числовыя отношенія во второмъ поколѣніи — F_2 и ихъ причины. — Возможность существованія комбинацій, вовсе не дающихъ жизнеспособнаго потомства. — Притяженіе факто-

Стр.

ровъ. — Отталкиваніе факторовъ. — Различія между мужскими и женскими половыми клѣтками одного и того-же индивида. — Такъ называемыя „нечистыя“ расщепленія . . . . . 140—156

Лекція IX.

Наслѣдуемость пола. — Отталкиваніе наслѣдственныхъ факторовъ при наслѣдованіи пола. — Неравныя отношенія доминантовъ въ обоихъ полахъ . . . . . 157—182

Лекція X.

Особые случаи наслѣдованія признаковъ. — Наслѣдованіе только по матери. — Наслѣдованіе съ вегетативнымъ расщепленіемъ въ F_1. — Кажущіеся случаи непримѣнимости законовъ Менделя 183—209

Лекція XI.

Категоріи „варіацій“. — Мутаціи . . . . . 210—236

Лекція XII.

Гибриды между видами. — Псевдогамія . . . . . 237—260

Лекція XIII.

Прививочные гибриды. — Ксеніи . . . . . 261—280

Лекція XIV.

Значеніе ученія о наслѣдственности для селекціи растеній и животныхъ . . . . . 281—294

Лекція XV.

Нѣкоторые основные вопросы видообразованія въ свѣтѣ современнаго экспериментальнаго ученія о наслѣдственности . . . 294—306

Литература . . . . . 307—330

Опечатки 331

Указатель.[28)]

	Стр.
Аберраціи	11
Апогамія у *Hieracium*	249
Атавизмъ гибридный	89
Бабочки, „критическій періодъ“	31
— полиморфизмъ самокъ	178
Бактеріи клубеньковыя мотыльковыхъ, привыканіе къ новымъ хозяевамъ	53
— красныя, модификаціонная способность	50
Безплодность видовыхъ гибридовъ	255
— при самоопыленіи	239
— при самоопыленіи, ея наслѣдуемость	244
Боярышникъ, прививочные гибриды	264
Брахидактилія, ея наслѣдуемость	113
Букъ, свѣтовые и тѣневые листья	33
Варіація, ея категоріи	212
— флюктуирующая	215
Варіированіе	210
Видовые гибриды см. гибриды.	
Виды элементарные	40, 56
Вика, притяженіе наслѣдств. факторовъ	144
Вліяніе обоюдное двухъ прививочныхъ симбіонтовъ	275
Водосборъ, не расщепляющіеся признаки	244
Воздѣйствіе прямое	298
Волосы, окраска у мышей	106
Гаметофитъ	157
Гаплодная генерація см. генераціи	
Гаплонтъ	158
Гвоздика, видовые гибриды по даннымъ устарѣлой литературы	251
— не расщепляющіеся признаки	244
Гемераллонія, ея наслѣдуемость	178
Гемофилія, ея наслѣдуемость	177
Генераціи, гаплодныя	202
— диплодныя	202
— родительскія	59
— смѣна ихъ	157
— сыновнія	59
Генъ	84, 121
Гермафродитизмъ	158
Гетерогенезисъ	215
Гетерозиготность	57
Гетеростилія	161
Гибриды видовые	237, 252
— видовые, сразу-же константные у *Hieracium*	249
— видовые, стерильность	255
— ложные	259
— прививочные	261
— промежуточные при скрещиваніи видовъ	239
Гипостазія	81
Глаза, цвѣтъ у мышей	106, 124
— цвѣтъ у человѣка	113
Головастики, модификаціи питанія	11
Гомозиготность	59
Горохъ, цвѣтъ сѣмядолей	65
Гребень пѣтушиный, его форма	111
Грибы плѣсневые, привыканіе къ ядамъ	52
Дальтонизмъ, его наслѣдуемость	177
Диплодная генерація см. генераціи	
Диплонтъ	158
Доминанты, неравные въ половой и безполой генераціяхъ	177
Доминированіе	64
Дыни, ксеніи?	279
Единицы наслѣдственныя	84

28) Указатель иностранныхъ терминовъ въ томъ числѣ и упоминаемыхъ авторовъ см. ниже, стр. 336.

Стр.

Ежевика, ложные гибриды 258
— мутаціи 225
Ежъ морской, оплодотвореніе безъядерныхъ яицъ 201
— псевдогамія 259
Жаба-акушеръ, модификаціонная способность инстинкта попеченія о потомствѣ 46
Жасминъ, прививочные гибриды 264
Жукъ колорадскій, его модификаціи 42
Иммунитетъ, наслѣдованіе пріобрѣтеннаго признака 49
Индивидуальный отборъ 284
Институты науки селекціи и наслѣдственности 293
Инфузоріи, ихъ модификаціи . . . 41
Калужница, половинныя кривыя 24 *(рис.)*
Клопъ, половые хромозомы . . . 207
Клѣточное ядро см. ядро
Комбинація, какъ категорія варіацій 213
Константность гибридовъ 246
Кошки, неравенство доминантовъ въ различныхъ полахъ 177
Кривыя модификаціонныя, многовершинныя 26
— модификаціонныя, „половинныя“ 24
— модификаціонныя, произвольное ихъ измѣненіе 20
— случайности 17
— суммарныя 38
Криптомерія 87
Кролики, наслѣдуемость длины ушей . . . . . 195 *(рис.)*
Крупка весенняя, элементарные виды 40
Крысы, искусственныя скрещиванія отдаленныхъ систематическихъ единицъ 253
Ксеніи 278
Кукуруза, декстриновая 140
— ксеніи 278
— крахмалистая 140
— уклоняющіяся числовыя
— отношенія въ F_2 140

Стр.

Куры „ассенделферъ“, отталкиваніе между полоопредѣляющимъ факторомъ и факторомъ, вызывающимъ серебристую окраску . . . . . 173 *(рис.)*
— гибридный аттавизмъ 87
— гибриды родовъ 256
— природа синей андалузской помѣси 63
— форма гребня . . . . . 111 *(рис.)*
Ламаркизмъ функціональный . . 297
Левкой, наслѣдуемость махровости 152
— опушеніе листьевъ, окраска цвѣтовъ 126
Линіи чистыя 37
— чистыя, скрещиванія 211
Львиный зѣвъ, видовые гибриды 239
— виды трудно скрещиваемые . . 253
— жизнеспособность и нежизнеспособность гибридовъ 142
— мутаціи 231
— наслѣдуемость окраски цвѣтовъ 57, 91
— наслѣдуемость полосатости . . 235
— наслѣдуемость формъ цвѣтка 67, 88
— незначительность морфологическихъ отличій при оч. различныхъ наслѣдств. формулахъ . 138
— неодинаковая плодовитость различныхъ половъ у видовыхъ гибридовъ 255
— окраска листьевъ 122
— признакъ „albomaculata“ . . . 187
— притяженіе факторовъ F и G . 147
— проявленіе одинаковыхъ наслѣдственныхъ факторовъ въ листьяхъ и лепесткахъ 124
— проявленіе одинаковыхъ наслѣдственныхъ факторовъ въ формѣ цвѣтка и завязи 124
— раса золотистая („aurea“) . . 143
— форма роста 73
Маисъ см. кукурузу
Макъ, критическій періодъ . 31 *(рис.)*
Махровость цвѣтовъ, ея наслѣдуемость 152
Механика развитія 11
Многополость, наслѣдуемость половыхъ формъ 159

Стр.

Модификаціи 212
— время необходимое для ихъ полнаго развитія 297
— опредѣленіе 5
— послѣдѣйствіе 44
Модификаціонныя кривыя см. кривыя
Модифицированіе одного прививочнаго симбіонта посредствомъ другого 275
Монолепсія 259
Мутаціи, ... 9, 215
— категоріи 228
— константность у *Oenothera* . . . 222
— матеріалъ для отбора при естественной селекціи 303
— скрещиваніе 222
— почковыя 228
— цитологическія изслѣдованія . 224
Мутаціоннымъ путемъ возникшая вѣтка 228
Мыши, жизнеспособныя родни при условіи ихъ гетерозиготности . 144
— искусственныя скрещиванія отдаленныхъ систематическихъ единицъ 253
— ихъ модификаціонная способность 12
— модификаціонныя измѣненія длины хвоста 12
— ненаслѣдуемость модификаціи 45
— окраска волосъ 106
— окраска глазъ 106, 124
Наслѣдственность,
— опредѣленіе 5
— пола и хромозомъ 207
— пріобрѣтенныхъ признаковъ . 43
— пріобрѣтенныхъ признаковъ въ практикѣ селекціи 282
— пріобрѣтенныхъ признаковъ, какъ факторовъ при видообразованіи 295
— уклоненіе отъ законовъ расщепленія 183
Наслѣдственные факторы см. факторы
Наслѣдственныя единицы 84
Носители наслѣдств. факторовъ 203

Стр.

Ночная красавица, гибридный атавизмъ 84
Обратимыя родни 27
Обратныя скрещиванія см. скрещиванія
Овесъ метелчатый . . . . . 136 *(рис.)*
— одногривый . . . . . 135 *(рис.)*
— окраска чешуй 80, 134
— плакучій . . . . . 136 *(рис.)*
— проявленіе одного и того-же фактора въ различныхъ органахъ . . . . . 126 *(рис.)*
— форма метелки 135
Овцы, наслѣдуемость роговъ . . 177
Огурцы, ксеніи? 279
Одуванчикъ, модификаціонная способность . . . . . 5 *(рис.)*
Окраска цвѣта пасюка („agouti“) 108
Оплодотвореніе „двойное“, какъ объясненіе ксеній 278
Орхиден, гибриды родовъ 254
— чисто материнскіе гибриды . . 259
Отборъ индивидуальный 284
Отталкиваніе наслѣдств. факторовъ 144
Пасленъ, прививочные гибриды 265 *(рис.)*
Первоцвѣтъ, гетеростилія 161
— температурныя вліянія 7
— трансгредированіе модификаціонныхъ кривыхъ 41
Періодъ критическій, вліяніе внѣшнихъ условій 31
Пестролистость, не менделирующая 184
— передача при прививкѣ . . . 275
— расщепляющаяся 235
— у *Mirabilis* 235
Плодовитость и безплодіе у гибридовъ 252
Половыя клѣтки, ихъ происхожденіе у периклинальныхъ химеръ 270
Полосатость, ея наслѣдуемость . 235
Полъ, его наслѣдуемость . . 157, 207
— его раздѣленіе см. раздѣльнополость
— соотношеніе доминантовъ . . . 177
— условія его опредѣляющія . . 176
Помѣсь негра и европейца, способъ наслѣдованія 115

Стр.

Потомство, оцѣнка индивида по его потомству въ практикѣ селекціи 284
Прививочные гибриды см. гибриды
— симбіонты, взаимное формативное вліяніе 261, 275
— успѣшное произрастаніе на привоѣ иного вида 276
Признаки,
— опредѣленіе понятія 4
— отношеніе къ наслѣдственнымъ факторамъ 83
— передача вегетативнымъ путемъ при прививкѣ 275
— прикрываніе одного признака другимъ 81
— пріобрѣтенные, ихъ значеніе для селекціи 282
— пріобрѣтенные, ихъ значеніе для видообразованія 295
Приспособленность организма . . 299
Приспособляемость, опредѣленіе . 300
Притяженіе наслѣдств. факторовъ 144
— наслѣдств. факторовъ, числовыя отношенія въ F_2 148
Пріобрѣтенные признаки см. признаки
Промежуточные гибриды см. гибриды
Промежуточныя расы см. расы
Псевдогамія 258
Псевдо-наслѣдственность, иммунитетъ къ токсинамъ у животныхъ 49
Психоламаркизмъ 297
Пшеница, наслѣдуемость окраски зерна 130, 197
— непредвидѣнныя формы колосьевъ въ F_2 286
— опыты Шюбелера 49
Раздѣльнополость 158
Разсѣченность лепестковъ у львинаго зѣва 65
Расщепленіе вегетативное у гибридовъ 250
— распредѣленіе хромозомъ . . . 203
— „нечистое“ 155
Расы промежуточныя 29
Регрессія Гальтоновская 36

Стр.

Редукціонное дѣленіе 205
Репейница, температурныя вліянія 11
Рецессивность 64, 138
Рябина, модификаціонная кривая числа листьевъ 18
Самостоятельность признаковъ . 73
Свекловица, опыты съ прививкой 277
Селекція, ея теорія 295
— значеніе ученія о наслѣдственности 281
— нормально аллогамныхъ организмовъ 287
— облигатно автогамныхъ организмовъ 283
— облигатно аллогамныхъ организмовъ 290
Скрещиванія видовъ, причины затрудняющія 253
— мутацій см. мутаціи
— обратныя, неодинаковые результаты 251
„Слѣпота куриная“ 178
Смѣна генерацій см. генераціи
Спорофитъ 157
Суммарная кривая см. кривыя
Теорія естественнаго отбора . . . 300
— наличности и отсутствія факторовъ 121
— периклинальныхъ химеръ у прививочныхъ гибридовъ . . 268
Томаты, прививочные гибриды 265 *(рис.)*
Трансгредированіе гомо-и-гетерозиготовъ 66
— модификаціонныхъ кривыхъ . 40
Утки, гибриды родовъ . . 254 *(рис.)*
Фазаны, гибриды видовъ . 254 *(рис.)*, 256 *(рис.)*
Факторы наслѣдственные 84
— — взаимоотношеніе между ихъ числомъ и величиной ихъ морфологическихъ отличій . 138
— — возможность положительной и отрицательной формулировки 122, 123
— — методологическій характеръ этого понятія 104
— — одинаковые въ разныхъ видахъ 243

Стр.

— — отношеніе числа самостоятельно менделирующихъ наслѣдств. ф. къ числу хромозомъ 206
— — притяженіе и отталкиваніе 144,147
— — проявленіе одного и того-же фактора въ различныхъ органахъ 123, 130
— — проявленіе различныхъ факт. одинаковымъ или сходнымъ образомъ 130
Фасоль, модификаціонная кривая 13
— „Принцесса“ 36, 78
Химеры между томатомъ и пасленомъ 266
— периклинальныя у *Pelargonium* 267
— периклинальныя, половое воспроизведеніе 269
— секторіальныя у *Pelargonium* . 190
Хлорозъ инфекціонный 277
Хроматофоры, распредѣленіе въ дочернихъ клѣткахъ 193
Хромозомы, гаплодное и диплодное число ихъ 202

Стр.

— отношеніе ихъ числа къ числу самостоятельно менделирующихъ наслѣдств. факторовъ . 206
— удвоеніе у *Oenothera gigas* . . 224
Цѣпь наслѣдств. факторовъ . . . 93
Человѣкъ, анализъ наслѣдственности 111
— браки въ близкомъ родствѣ . 114
— модификаціи 48
— неравные доминанты 177
— окраска глазъ 113
— помѣсь негра и европейца, способъ наслѣдованія 115
— скрещиваніе расъ 115
Шелкопрядъ толстоголовый, модификаціонная способность . . 11
Эдельвейсъ, его модификаціи . . 5
Элементарные виды см. виды
Эпистазія 81
Ядро клѣточное — носитель наслѣдств. факторовъ . . . 192, 201
Яйца, вліяніе гибриднаго эмбріона на скорлупу 280

Register.[29)]

Seite.

Abraxas . . . . . 167 *(fig.)*
Abutilon 254, 277
Ackermann. 252, 258
„Agouti“ 108
Allelomorphism spurious 151
Alytes 46
Antirrhinum 57 *(fig.)*, 67 *(fig.)*, 73, 88 *(fig.)*, 91, 122, 124 *(fig.)*, 138, 142, 143, 147, 187 *(fig.)*, 231, 235, 239, 253, 255
Aquilegia 244
Asteria 260
„Aurea“. 143
Babák 11
Bacillus 50, 234
Balls. 116
Barber 234
Barfurth 117
Bateson 63, 84, 90, 111, 116, 117, 122, 144, 146, 151, 162, 167, 169, 175, 230
Beijerinck 264
Beseler. 286, 293
Beta 277
Biffen 116
Bitter 116, 160
Blakeslee 158
Blaringhem 116, 234
Bonnier 5, 6
Boveri 201, 207
Brainerd 116
Bryonia. 163
Buder 271, 273
Burk 234
Caltha 24
Canna 205
Castle . . . 109, 117, 144, 195, 199

Seite.

Chrisanthemum 214
Chrysolophus 257
Colcochaete 158
Colias 182
Correns 4, 57, 64, 84, 90, 116, 121, 126, 140, 159, 161, 163, 175, 184, 235, 244, 279
Coupling 144
Coutagne. 117
Crampe. 117
Cratacgomespili . . . . 263 *(fig.)*, 270
Crataegus 264
Cuénot 84, 109, 117, 144
Cytisus . . . . . 261 *(fig.)*, 270
Dalton 4
Daniel 276
Darbishire 116, 117
Darwin. 296, 300
Davenport 113, 117
Detto. 52
Dianthus 244, 247, 251
Dictyota 158
Dipsacus . . . . . 27 *(fig.)*, 54
Doncaster . . 117, 167, 175, 177
Dorfmeister 11
Draba 40, 139
Drinkard. 116
Drinkwater 113, 117
Durham . . . 106, 109, 117, 167
East 197
Echinus. 201, 259
Edler. 277
Ehrlich 49
Emerson 116
Engelmann. 50
F_1, F_2 etc. 59, 79

29) Имена авторовъ напечатаны въ разрядку. *Red.*

Seite.

Farabee 113, 117
Federley 11
Fick 207
Fischer 11
Focke 252, 258, 279
Fragaria 259
Fruwirth 116, 293
Gaidukow 50
Galloway 117
Gallus . . . . . 254 *(fig.)*
Galton 19
Gärtner 247, 252
Gates 116, 224
Gennaeus 256
Gnaphalium 5
Godlewski 260
Goodale 117
Gossage 117
Gregory 116, 162
Guaita 109, 117
Haake 109, 117
Haecker 117, 207
Hagedoorn 106, 109, 117, 167, 173, 259
Hansen 234
Hedlund 251
Henking 207
Herbst 260
Heuer 274
Hieracium 249
Hurst 113, 116, 117, 259
Jakobson 117, 178, 181
Jennings 41, 43
Johannsen 5, 17, 18, 35, 43, 78, 116, 121, 210, 306
Jordan 40
Iwanoff 253
Kammerer 46, 297
Keeble 116
Kellog 117
Klebahn 53
Klebs 5, 7, 21
Korshinsky 215
Kowalenko 234
Laburnum . . . . . 262 *(fig.)*, 274
Lamarck 296
Lang 66, 117, 197
Lappa 244
Lathyrus . . . . . 144 *(fig.)*, 230
Lehman 30

Seite.

Leptinotarsa 42, 233
Lichnis 166
Lidforss 116, 225, 258
Linaria 246
Lochow, von 293
Lock 116
Ludwig 214
Lygaeus 207
Lutz 117
Mac Cracken 117
Mac Dougal . . . 116, 222, 234
Malva 251
Mammyze 33
Mantis 259
Marryat 116
Massini 234
Matthiola 126, 152
Matthuse 33
Mayenburg 52
Meyere-de 117, 178, 182
Melandrium . 166, 218 *(fig.)*, 226, 229
Mendel 4, 57, 65, 116
Mercurialis 160
Mespilus 264
Millardet 116
Mirabilis . . . 84, 184 *(fig.)*, 235, 244
Morgan 117, 155, 207
Mudge 117
Müller 234
Mytilus 259
Naegeli 298
Naudin 246
Nettleship 113, 117, 178
Nilsson-Ehle 43, 80, 116, 126, 130, 133, 134, 197, 200, 213, 226, 286, 293
Nilsson 244
Noorduyn 117
Nordhausen 33
Odontoglossum 259
Oenothera 220, 224, 251
Oncidium 259
Oscillaria 50
Ostenfeld 116, 249
P_1, P_2 etc. 59
Papaver . . . . . 31 *(fig.)*
Papilio 178
Paramaecium 41
Pearl 43, 117, 167, 175

Seite.

Pelargonium 187 *(fig.)*, 189 *(fig.)*, 190 *(fig.)*, 267 *(fig.)*
Penicillium 52
Phascolus 40
Phasianus . . . . . 254, 256 *(fig.)*
Pictet 11
Plate 54, 106, 109, 117, 225
Populus 275
Poll 255
Polysiphonia 158
Price 116
Primula . . . . 7, 31, 41, 161 *(fig.)*
Pringsheim 50, 234
Przibram 12, 117, 259
Pulst 52
Punnett 4, 90, 117, 146, 151, 167, 169, 175
Pyrrhocoris 207
Rabl 44
Raunkjaer 159
Redcliffe 116
Rimpau 293
Rosenberg 249
Rubus 225, 258
Salamandra 48
Saturcia 159
Saunders . . 90, 116, 126, 153, 155
Schinz 215
Schübeler 49
Sempervivum 21, 257
Semon 49, 54
Shull . . . 116, 117, 122, 166, 293
Silene 159
Solanum . . . . . 265 *(fig.)*, 271
Sollas 117
Solms 116
Solms-Laubach 259
Sorbus 18
Sphaerechinus 201, 260

Seite.

Sphodromantis 259
Spillman 117, 207
Standfuss 11, 253, 255
Staples-Browne 117
Steiger 293
Stevens 117, 207
Strasburger . . . 160, 161, 207
Strongulocentrotus 260
Strube 293
Summer 12, 45
Surface 117, 175
Sutton 116
Tammes 29
Taraxacum . . . . . 5 *(fig.)*
Tedin 293
Thomson 54
Tischler 255
Tower 11, 41, 42, 43, 117, 218, 233
Toyama 117
Trifolium 29
Tschermak, A. 280
Tschermak, E. 4, 57, 84, 87, 116, 279, 284, 293
Vanessa 11
Veronica 30, 250
Vries-de 3, 29, 30, 31, 32, 54, 57, 116, 117, 220, 251
Webber 117
Weismann 11, 54
Wettstein 257
Wheldale 91, 103, 116
Wichler 248
Wille 50
Willson 207
Winkler 190, 265, 267
Wolf 50, 234
Woltereck 41, 46
Wood 117, 177
Zygopetalum 259